

Tartu Ülikool  
Loodus- ja täppisteaduste valdkond  
Ökoloogia ja maateaduste instituut  
Ökofüsioloogia õppetool

Kaisa Papp

**Valguse spektri mõju arukase (*Betula pendula* Roth) lehtede  
gaasivahetusele ja hüdraulilisele juhtivusele**

Taime- ja seeneteaduste eriala  
Magistritöö (30 EAP)

Juhendaja: dots. Arne Sellin

Tartu 2016

## **Valguse spektri mõju arukase (*Betula pendula* Roth) lehtede gaasivahetusele ja hüdraulilisele juhtivusele.**

**Lühikokkuvõte:** Käesoleva magistritöö eesmärgiks oli välja selgitada kuidas valguse spektraalsed omadused mõjutavad arukase lehtede ja võrsete talitlust. Taime võrseid eksponeeriti valgele, punasele ja sinisele valgusele. Tulemustest selgus, et õhulõhede juhtivus ( $g_s$ ), lehe ( $K_L$ ) ja oksa (võrse telje) hüdrauliline juhtivus ( $K_B$ ) ning sisemine veekasutuse efektiivsus (IWUE) sõltusid valguse kvaliteedist. Samuti uuriti, kas võrse asend võras mõjutab nimetatud funktsionaalseid tunnuseid. Selgus, et  $g_s$ , IWUE ja  $K_L$  puhul osutus võra asend oluliseks,  $K_B$  puhul aga mitte.  $K_L$  ja  $g_s$  olid varjulehtedes väiksemad kui valguslehtedes, IWUE aga suurem. Oksa gaasilise ning vedela faasi juhtivuste vahel esines positiivne seos. Kuna valgus- ja varjulehed on kasvu jooksul kohanenud erinevatele valgustingimustele on ka nende füsioloogiliste parameetrite tundlikkus valguse spektri suhtes erinev.

**Märksõnad:** arukask; hüdrauliline juhtivus; sisemine veekasutuse efektiivsus; valguse spekter; võra asend; õhulõhede juhtivus

**CERCS:** B130 – Soontaimede füsioloogia

## **Impact of light spectrum on leaf gas exchange and hydraulic conductance in silver birch (*Betula pendula* Roth).**

**Abstract:** The aim of this Master's thesis was to elucidate impact of light quality on leaf and shoot functioning in silver birch. The shoots were exposed to white, red and blue lights. Stomatal conductance ( $g_s$ ), leaf ( $K_L$ ) and branch (leafless stem) hydraulic conductance ( $K_B$ ) and intrinsic water-use efficiency (IWUE) depended significantly on light quality. The second aim was to test possible effects of canopy position (sun versus shade shoots) on the examined characteristics. Canopy position influenced  $g_s$ , IWUE and  $K_L$ , but had no effect on  $K_B$ .  $K_L$  and  $g_s$  of shade leaves were smaller compared to sun leaves, but IWUE, on the contrary, was higher. We observed a co-ordination between branch liquid and gas-phase conductances. During growth sun and shade shoots are acclimated to different light environments and therefore the sensitivity of their physiological characteristics to light spectra are different.

**Keywords:** *Betula pendula*; canopy position; intrinsic water-use efficiency; hydraulic conductance; light spectrum; stomatal conductance

**CERCS:** B130 – Physiology of vascular plants

## Kasutatud lühendid

$A_N$  – netofotosüntees ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

CRY – krüptokroom

$E$  – transpiratsiooni intensiivsus ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

$e_{\text{sat}}$  – küllastunud veeaururõhk (MPa)

FR – kaugpunane kiirgus

$g_s$  – õhulõhede juhtivus ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

IWUE – sisemine veekasutuse efektiivsus ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )

$I_n$ WUE – hetkeline veekasutuse efektiivsus ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )

$K_B$  – oksa (võrse telje) hüdrauliline juhtivus ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ )

$K_L$  – lehe hüdrauliline juhtivus ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ )

$K_S$  – võrse hüdrauliline juhtivus ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ )

LAI – lehepinnaindeks

NIR – lähi-infrapunane kiirgus

$P$  – õhurõhk (MPa)

PAR – fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus

PHOT – fototropiin

PHY – fütokroom

PWUE – fotosünteesi veekasutuste efektiivsus

RH – suhteline õhuniiskus (%)

R/FR – punase ja kaugpunase kiirguse suhe

$T$  – temperatuur ( $^{\circ}\text{C}$ )

UV – ultraviolettkiirgus

VPD – atmosfääri veeaururõhu defitsiit (kPa)

$\text{VPD}_L$  – veeaururõhkude erinevus intertsellulaaride ja atmosfääri vahel (kPa)

WUE – veekasutuse efektiivsus

$\Psi_B$  – oksa veepotentsiaal (MPa)

$\Psi_L$  – lehe veepotentsiaal (MPa)

$\Psi_w$  – deioniseeritud vee keemiline potentsiaal (MPa)

# Sisukord

Kasutatud lühendid .....	3
1. Sissejuhatus.....	6
1.1. Valguse spektraalsed muutused taimkattes.....	6
1.2. Spektri mõju õhulõhede juhtivusele .....	8
1.2.1. Sinine valgus.....	9
1.2.2. Punane valgus .....	11
1.2.3. Sinine + punane valgus .....	12
1.2.4. Roheline valgus.....	13
1.3. Spektri mõju fotosünteesi veekasutuse efektiivsusele .....	14
1.4. Spektri mõju taime hüdraulilisele juhtivusele .....	15
1.5. Töö eesmärgid.....	17
2. Materjal ja metoodika .....	19
2.1. Katseala ja proovipuud .....	19
2.2. Laborikatse korraldus .....	19
2.3. Lehtede gaasivahetuse mõõtmine .....	20
2.4. Hüdrauliliste parameetrite leidmine.....	21
2.5. Andmete analüüs.....	21
3. Tulemused.....	22
3.1. Gaasivahetus .....	22
3.1.1. Õhulõhede juhtivus .....	22
3.1.2. Sisemine veekasutuse efektiivsus .....	24
3.2. Hüdrauliline juhtivus .....	27
3.2.1. Oksa hüdrauliline juhtivus .....	27
3.2.2. Lehe hüdrauliline juhtivus .....	28
3.3. Hüdraulilise juhtivuse ja gaasivahetuse koordinatsioon .....	29

4. Arutelu .....	31
Kokkuvõte.....	35
Summary.....	37
Tänuavaldused .....	39
Kasutatud kirjandus .....	40

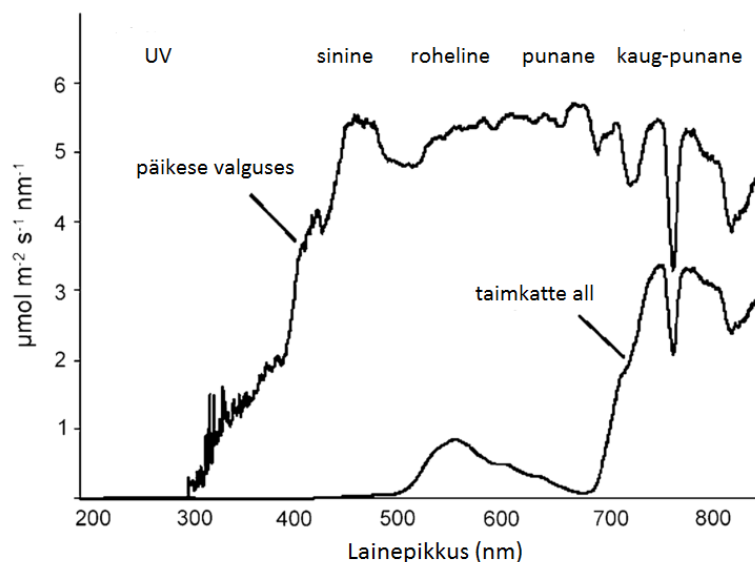
# 1. Sissejuhatus

## 1.1. Valguse spektraalsed muutused taimkattes

Päikeselt lähtuv ja maapinnani jõudev elektromagnetiline kiirgus jaotatakse erinevateks spektriosadeks vastavalt lainepikkusele (Willmer & Fricker, 1996; Grant, 1997): UV kiirgus (280-400 nm), fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus (PAR, 400-700 nm), kaugpunane kiirgus (FR, 700-800 nm) ja lähi-infrapunane kiirgus (NIR, 800-1100 nm). Nähtav valgus (400-700 nm), mida inimsilm tajub, jaguneb eri värvi spektriribadeks (Taiz & Zeiger, 2002): sinine (400-500 nm), roheline (500-600 nm), punane (600-700 nm).

Taimkattes esineb suur valguse ajalis-ruumiline varieeruvus: muutuvad nii intensiivsus kui ka valguse spektraalne koostis võrreldes sellega, mis on taimkatte kohal (joonis 1). Kiirgust, mida me näeme taimkatte sees saab jagada kaheks: otsene kiirgus päikeselt ja hajuskiirgus, mis omakorda jaotub kaheks: atmosfääris hajunud päikesekiirgus ning taimeosadelt peegeldunud või läbi tunginud kiirgus (Federer & Tanner, 1966; Ovhed & Holmgren, 1995; de Castro, 2000).

See, kui palju kiirgust jõuab võrastiku alla sõltub taimekoosluse lehepinnaindeksist (LAI), mis näitab lehestiku pindala suurust maapinna ühiku kohta (Ollinger, 2011). Lehtedes toimub selektiivne fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse (PAR) neelamine (Federer & Tanner, 1966; Lambers et al., 2006) ja seetõttu osasid lainepikkusi neelatakse lehepigmentide poolt rohkem kui teisi. Kloroplastides, kus toimub fotosüntees, neelavad klorofüllid ja teised pigmendid kõige rohkem sinist ja punast spektri osa (Paradiso et al., 2011). Taimkatte sees kasutatakse vähem ära rohelist ja kõige vähem kaugpunast valgus ja seetõttu nende suhteline hulk on võrastiku all oluliselt suurem, nagu näitavad katsed väärstübaka (*Nicotiana tabacum* L.; Kasperbauer, 1971), kreeka pähklipuu (*Juglans regia* L.; Combes et al., 2000), maisi (*Zea mays* L.), suhkruvahtra (*Acer saccharum* Marsh.), tammede (*Quercus* sp.), mändide (*Pinus* sp.) ja kuuskedega (*Picea* sp.; Federer & Tanner, 1966) ja Puerto Rico troopilise metsa liikidega (de Castro, 2000).



**Joonis 1.** Footonite voo spektraalne jaotus päikesepaistes ja võrastiku all (Folta & Maruhnich, 2007 järgi).

Oluliseks faktoriks taimede morfoloogiat uurides peetakse punase ja kaugpunase kiirguse suhet (R/FR; 655-665 nm/725-735 nm; Hertel et al., 2012), mille väärtus väheneb vertikaalselt taimkatte sees. Seda on näidatud nii leht- ja okaspuupuistudes kui ka niidukooslustes (Solangaarachchi & Harper, 1987; Ovhed ja Holmgren, 1995; Skálová et al., 1999; Combes et al., 2000). R/FR väärtus sõltub samuti sellest, kui tihe on taimkate ehk mida suurem on LAI, seda väiksem on R/FR (Chelle et al., 2007).

Valguse spektraalne koostis sõltub paljudest faktoritest, mida tuleb arvesse võtta, kui spektrilist mustrit taimekooslustes uurida. Arvestada tuleb ilma (selge või pilves), päikese tõusunurga, taimkatte tüübi ja struktuuriga – olulised on lehtede asetus, pindala ja optilised näitajad [valguse neelduvus, peegelduvus ja läbilaskvus (Ovhed & Holmgren, 1995)] ja vertikaalne asetus, s.h. võra kuju; (Navratil et al., 2007).

See, missuguste omadustega valgus langeb taimkattele, sõltub sellest kas on pilves või selge taevast. Selge ilma puhul peame arvestama seda, et otsene päikesekiirgus on rikkam pikematest lainepikkustest ehk on punakam, ja selge taeva hajuskiirgus on rikkam lühematest lainepikkustest ehk on sinakam (Endler, 1993). Päikesekiirte langemisnurk on oluline selgete ilmade korral, kui pilvkate puudub. Suurte nurkade puhul on rohkem punast valgust ja natuke vähem sinist ning väikeste nurkade puhul vastupidi. Hertel jt (2011) näitasid, et selge ilma korral sinise ja punase valguse suhe kuuse võras tõuseb koos päikese tõusunurga vähenemisega ehk sinist spektriosa on valguses rohkem. Pilves ilmade korral on taimkattele

pealelangev valguse spektririba lamenenud ja kiirgusväli puistus spektraalselt homogeensem (Federer & Tanner, 1966; Endler, 1993). Pilvise taeva korral on R/FR suhe suurem ehk maapinnani jõuab vähem kaugpunast valgust (Leuchner et al., 2007; Reinhardt et al., 2010; Hertel et al., 2011).

Taimkatte tüübi puhul on oluline arvestada, kas tegu on okas- või lehtpuupuistuga. Okaspuud on neutraalsemad filtrid valgusele ja seetõttu spektririba on ühtlasem, lehtpuud aga neelavad rohkem punases ja sinises spektri osas (Coombe, 1957; Federer & Tanner, 1966; Hertel et al., 2011). See tuleneb sellest, et okaspuu puistus pääseb läbi võra rohkem valgust ka võra alumistesse kihtidesse (Navratil et al., 2007). Okaspuud ei neela nii palju sinist valgust ja tänu sellele on sinise valguse hulk okaspuude võras suurem (Grant, 1997), eriti selgete ilmade korral (Federer & Tanner, 1966).

Taimkatte struktuuri puhul peame arvesse võtma, kui tihe või hõre puistu on ja kui palju on seal auke-häile, mille kaudu valgus saab puistu sügavusse tungida. Tänu päikeselaikudele jõuab rohkem punast valgust taimkatte sisemusse (Al-Hamdani et al., 2002).

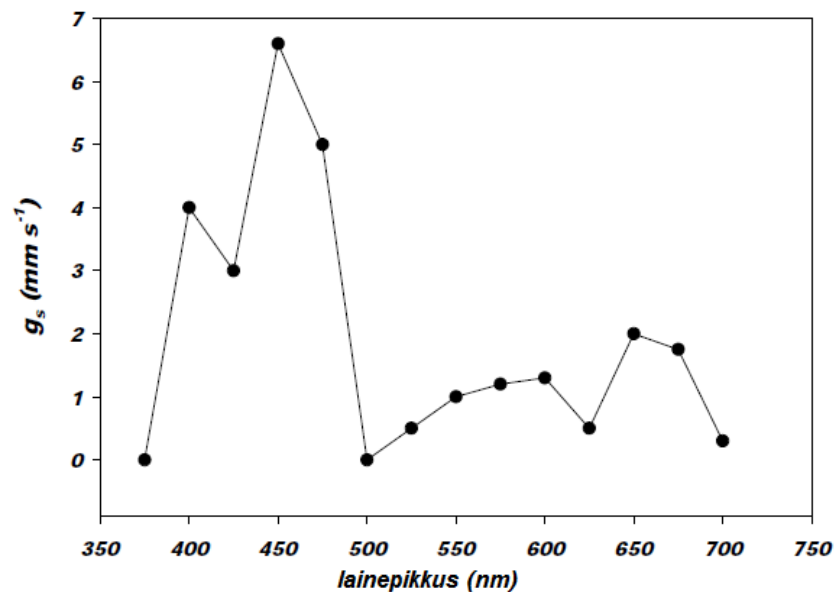
## **1.2. Spektri mõju õhulõhede juhtivusele**

Õhulõhed on mikroskoopilised avaused lehtedes, mis reguleerivad taime gaasivahetust: CO<sub>2</sub> sisenemist lehe rahuvahe ruumidesse ja vee aurumist transpiratsiooni käigus. Õhulõhed asuvad epidermis ja nende ava – õhupilu – on ümbritsetud kahe sulgrakuga, tänu millele toimub nende avatuse reguleerimine (Mao et al., 2005). Õhulõhede juhtivus ( $g_s$ ) on parameeter, mis näitab veeauru väljumise ja CO<sub>2</sub> sisenemise kiirust läbi lehe õhulõhede (Taiz & Zeiger, 2002). Õhulõhede käitumist võivad mõjutada paljud tegurid: valguse intensiivsus ja kvaliteet, CO<sub>2</sub> kontsentratsioon, temperatuur, niiskus ja mullavee kättesaadavus (O’Carrigan et al., 2014). Lehe gaasilise faasi juhtivust kontrollitakse peale õhupilu avatuse (kiire reaktsioon) ka õhulõhede tiheduse ja suuruse moduleerimise teel (pikaajaline reaktsioon; Dow et al., 2014; Hernandez & Kubota, 2014). Samuti sõltub õhulõhede reaktsioon taime liigist (Willmer & Fricker, 1996).

Õhulõhede avanemisel on kaks peamist aktiivsuse maksimumi nähtava valguse spektris: üks sinises ja teine punases spektriosas (joon. 2). Valgust püütakse taimedes erinevate fotoretseptorsüsteemide poolt, mis juhivad kahte erinevat signaalirada. Üks on seotud fotosünteesiga sulgrakkude kloroplastides, mis sõltub eelkõige punasest valgusest (Talbott et al., 2002) ja teine rada on indutseeritud mitme sinise valguse retseptori poolt (Kim



et al., 2004). Erinevate valguse spektriosade mõju õhulõhede juhtivusele on põhjalikult uuritud ja seetõttu on õhulõhede juhtivuse sõltuvust valguse kvaliteetidest spektrite kaupa alljärgnevalt pikemalt käsitletud.



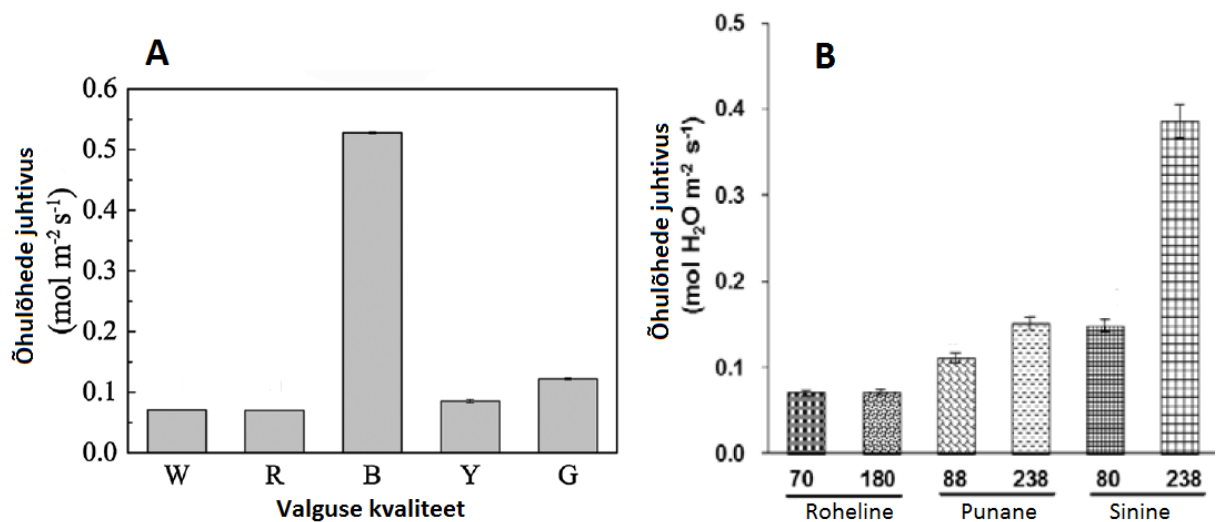
**Joonis 2.** Õhulõhede avanemise toimespekter pugu-väärtakja (*Xanthium strumarium* L.) lehtede abaksiaalses epidermis (Sharkey & Raschke, 1981 järgi).

### 1.2.1. Sinine valgus

Õhulõhede käitumist sinises valguses uuritakse tavaliselt kahel viisil: madala intensiivsusega sinisele valgusele eksponeerides ja tugeva intensiivsusega punase taustvalguse korral, punane valgus küllastab fotosünteesi ja nii saame välistada õhulõhede avanemise tänu fotosünteesile. Nõrga intensiivsusega ( $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) sinisest valgusest piisab, et avada õhulõhed ja see avanemine on tavaliselt suurem kui sama intensiivsusega punase valguse korral (Zeiger & Zhu, 1998). On leitud, et sinine valgus on 2 kuni 20 korda efektiivsem õhulõhede avanemisel kui punane valgus (Willmer & Fricker, 1996). Kui sinine spektririba pealelangevast valgusest eemaldada, toimub koheselt õhulõhede juhtivuse vähenemine 43%, mida on näidatud roog-aruheinal (*Festuca arundinacea* Schreb; Barillot et al., 2010). Euroameerika paplil (*Populus × canadensis* Moench) ja iilekstammel (*Quercus ilex* L.) on näidatud, et nõrkade valguse intensiivsuste juures ( $<400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) on  $g_s$  sinises valguses suurem kui valges, kuid tugevate valguse intensiivsuste ( $>400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) puhul sinine valgus hakkas õhulõhede juhtivust piirama (Pallozzi et al., 2013).

Mitmed tööd on näidanud, et zeaksantiin võib olla sinise valguse fotoretseptoriks. Sinise valguse toimespekter langeb kokku zeaksantiini toimespektriga ja zeaksantiini sisaldus õhulõhede sulgrakkudes on lineaarselt seotud sinise valguse tundlikkusega (Quiñones et al., 1998; Zeiger et al., 2002). Hariliku müürlooga (*Arabidopsis thaliana* [L.] Heynh.) *npq1* mutant (ei muuda violaksantiini zeaksantiiniks) ei reageeri sinisele valgusele (Frechilla et al., 1999; Talbott et al., 2006), mis näitab, et zeaksantiin on seotud sinise valguse reaktsiooniga. Kuid on leitud ka, et fototropiin 1 ja 2 (PHOT1 ja 2) võivad olla seotud sinise valguse tundlikkusega, sest hariliku nisu (*Triticum aestivum* L.) õhulõhede avanemise toimespekter langeb kokku PHOT domeenide neeldumisspektriga (Shimazaki et al., 2007). Huvitav on asjaolu, et hariliku müürlooga õhulõhed ei reageerinud sinisele valgusele *phot1phot2* topeltmutandil (Talbott et al., 2006), aga avanesid *phot1*, *phot2* ja *npq1* üksikmutantidel (Kinoshita et al., 2001). Viimane läheb vastuollu aga Frechilla jt (1999) tööga. On näidatud ka krüptokroomide (CRY) osalust õhulõhede vastuses sinisele valgusele. *Cry1cry2* topeltmutandi õhulõhedel täheldati tundlikkust sinisele valgusele ja vastupidi – taimedel, milles oli CRY1 üleekspresseeritud, esines ülitundlik reaktsioon, mis kinnitab krüptokroomide osalust. Samuti on pakutud, et krüptokroomid ja fototropiinid reguleerivad koos sinise valguse poolt indutseeritud õhulõhede avanemist: krüptokroomid funktsioneerivad tugevatel sinise valguse intensiivsustel ja fototropiinid nii nõrkadel kui ka tugevatel (Mao et al., 2005).

Hariliku kurgi (*Cucumis sativus* L.) 12-päevastel lehtedel, mis kasvasid nõrga ( $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) sinise valguse käes, oli  $g_s$  oluliselt suurem kui punases või valges valguses kasvanud lehtedel (Wang et al., 2015). Sama tulemus saadi ka 10-päevastes kurgi lehtedes, mis kasvasid  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  erinevate monokromaatiliste (sinine, punane, kollane ja roheline) ja valge valguse käes. Sinises kasvanud lehtedel oli  $g_s$  5 korda suurem kui valges ja punases kasvanud lehtedel (joon. 3A; Su et al., 2014). Muneer jt (2014) eksponeerisid aedsalati (*Lactuca sativa* L.) lehti erineva kvaliteedi ja intensiivsusega valgusele (joon. 3B) ja said samuti tulemuseks, et  $238 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  sinise valguse käes oli õhulõhede juhtivus 2.5 korda kõrgem kui punases või rohelises valguses. Neid näiteid kokku võttes näeme, et õhulõhede juhtivus on suurim sinises valguses, millele järgneb valge ja väikseim on punases valguses.



**Joonis 3. A)** Hariliku kurgi lehtede õhulõhede juhtivus sõltuvalt valguse kvaliteedist: W - valge; R - punane; B - sinine; Y - kollane; G - roheline (Su et al., 2014 järgi). **B)** Aedsalati õhulõhede juhtivus sõltuvalt valguse kvaliteedist ja intensiivsusest ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; Muneer et al., 2014 järgi).

### 1.2.2. Punane valgus

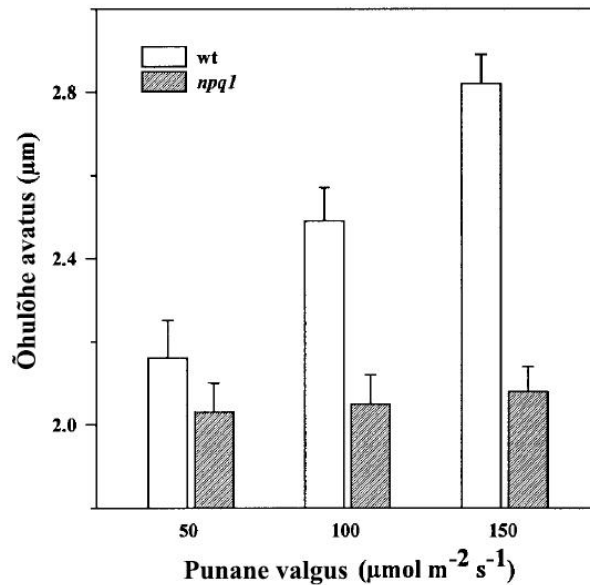
Punane valgus käivitab fotosünteesi sulgrakkude ja mesofüllü kloroplastides, mille tõttu väheneb intertsellulaarides  $\text{CO}_2$  kontsentratsioon ja õhulõhed avanevad, et süsihappegaasi atmosfäärist juurde saada (Shimazaki et al., 2007). Avanemine punases valgus vajab kõrget valguse intensiivsust (Kinoshita et al., 2001) ja pidevat valgustamist (Shimazaki et al., 2007). Kui lehti, kus puuduvad kloroplastid, valgustada punase valgusega, siis õhulõhed ei avane (Shimazaki et al., 2007). Kuid Baroli jt (2008) näitasid, et punase valguse reaktsioon ei sõltu ainult fotosünteesist. Nad viisid läbi katse transgeense tubakataimega, millel oli defektne fotosünteesiapparaat, kuid reaktsioon punasele valgusele oli sama suur kui metsiktüüpi taimel. Seega lisaks fotosünteesi poolt kaudselt indutseeritud õhulõhede avanemisele, peab olema veel muid mehhanisme. Punane valgus võib esile kutsuda ka otsese reaktsiooni. On näidatud, et  $g_s$  suureneb koos punase valguse intensiivsuse tõusuga ka siis, kui rakusisene  $\text{CO}_2$  kontsentratsioon on stabiilne (Messinger et al., 2006). Pigment fütokroom B (PHYB) mängib olulist ja otsest rolli õhulõhede avanemises, kuid ka fütokroom A (PHYA) võib selles protsessis osaleda (Wang et al., 2010). Orhideel *Paphiopedilum* avanesid õhulõhed nõrgas punases valguses ja reaktsioon muudeti vastupidiseks kaugpunase valgusega, mis näitab selgelt fütokroomide osalust (Shimazaki et al., 2007). Boccalandro jt (2012) leidsid, et

*cry1cry2* topeltmutantidel vähenes õhulõhede juhtivus vastusena punasele valgusele, mis viitab ka krüptokroomide osalusele.

### 1.2.3. Sinine + punane valgus

Kui taimedele rakendada üheaegselt sinist ja punast valgust, siis õhulõhede juhtivus on suurem, kui nende summa oleks üksikute eri värvi valguste puhul. See näitab, et sinine ja punane valgus koos omavad sünergilist koostoimet (Willmer & Fricker, 1996; Lee et al., 2007; Shimazaki et al., 2007; Savvides et al., 2012). Katses, kus jälgiti müürlooga metsiktüüpi kui ka *npq1* mutanti (sinise valguse retseptor defektne), võis näha, et kui esmalt taimi valgustada erineva intensiivsusega punase valgusega ja seejärel sinise valgusega ( $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), siis mutandil jäi õhulõhede avatus väiksemaks punase valguse intensiivsusest sõltumata, kuid metsiktüübil sõltus õhulõhede avatus punase valguse intensiivsusest (joon. 4; Zeiger & Zhu, 1998). Mitmes töös on näidatud, et kui sinise valguse suhtelist hulka võrreldes punasega pealelangevas valguses suurendada, suureneb ka  $g_s$  (Hogewoning et al., 2010; Hernández & Kubota, 2016). Samuti on näidatud, et madala intensiivsusega sinise valguse impulss intensiivse punase valguse taustal tekitab järsu õhulõhede juhtivuse tõusu paljudel liikidel vahetult peale impulssi: harilik kummeliin (*Commelina communis* L.; Iino et al., 1985), põlduba (*Vicia faba* L.), aeduba (*Phaseolus vulgaris* L.), Harrise veenuseking (*Paphiopedilum x harrisianum* [Rolfe] Stein) ja harilik luuderohi (*Hedera helix* L.). Kui aga anda taimedele punase valguse impulss punase valguse taustal, mingit efekti ei esine (Frechilla et al., 2000). Madala intensiivsusega sinise valguse impulss pimeduses tekitab vaid väikese  $g_s$  tõusu (Willmer & Fricker, 1996).

Teistsugused tulemused saadi Hernándeze ja Kubota (2014) katses, kus kurke kasvatati valges valguses, millele lisati LED lampidega erineva sinise-punase suhtega valgust. Tuli välja, et õhulõhede juhtivus oli 32% suurem neil taimedel, mida eksponeeriti ainult punasele valgusele (ilma sinise valguseta), võrreldes nendega, mis kasvasid tavalises valges valguses (kontroll). Õhulõhede juhtivus näitas langustrendi koos sinise valguse osatähtsuse kasvuga. Seega selles katses ei toonud sinine valgus taimedele mingit kasu, pigem limiteeris kasvu ja arengut. Võib eeldada, et taimed said vajaliku sinise valguse hulga kätte päikesevalguselt (valge valgus), mis sisaldas kõiki spektriosid.



**Joonis 4.** Õhulõhede avatus hariliku müürlooga metsiktüübil ja *npq1* mutandil sõltuvalt punase valguse intensiivsusest (Zeiger & Zhu, 1998 järgi).

#### 1.2.4. Roheline valgus

Ka roheline valgus mõjutab õhulõhesid kahel viisil – läbi fotosünteesiaparaadis neeldumise ja teistes mittefotosünteesilistes valgusretseptorites neeldudes, nagu krüptokroom (Sellaro et al., 2010; Wang et al., 2013), fütokroom (Frechilla et al., 2000, Talbott et al., 2002b) ja zeaksantiin (Frechilla et al., 2000; Eisenger et al., 2003; Talbott et al., 2006) ning rohelise valguse retseptorites, mille olemus ei ole täpselt veel teada (Wang & Folta, 2013).

Erinevad katsed on näidanud, et kui taimi valgustada rohelise valgusega, on õhulõhede avanemine väga väike (Sharkey & Raschke, 1981; Frechilla et al., 2000; Kim et al., 2004; Muneer et al., 2014) ja see on kooskõlas rohelise valguse neeldumisega sulgrakkude klorofüllides. Sama tõestab ka katse punase valguse taustal, tänu millele fotosünteesist tulenev avanemine oli küllastunud ja roheline valgus ei tekitanud täiendavat efekti (Frechilla et al., 2000; Talbott et al., 2006).

Rohelise valgusega on võimalik pärssida sinise valguse poolt tekitatud õhulõhede avanemist (Talbott et al., 2002, 2006), kuid reaktsioon sõltub valguse intensiivsusest. Nõrga valguse korral, kui rohelise valguse intensiivsus oli kaks korda tugevam sinise valguse omast, pöördus reaktsioon täielikult, kui aga intensiivsused olid võrdsed, siis õhulõhede avatus vähenes ligikaudu poole võrra (Frechilla et al., 2000; Talbott et al., 2002). Kõrgete intensiivsuste juures tühistas kaks korda tugevam roheline valgus reaktsiooni vaid osaliselt

(Frechilla et al., 2000). Sellist roheline valguse pöördefekti sinise valguse suhtes on täheldatud paljudel rohttaimedel – aedoal (Frechilla et al., 2000; Eisinger et al., 2003), harilikul kummeliinil, harilikul hernel (*Pisum sativum* L.), sinihallil tubakal (*Nicotiana glauca* Graham), harilikul müürloogal, väärstubakal, harilikul sibulal (*Allium cepa* L.), harilikul odral (*Hordeum vulgare* L.; Talbott et al., 2002). Samas arukasel ja mustal lõunapöögil (*Nothofagus alpina* [Poepp. et Endl.] Oerst.) pöördefekti alati ei esine ja selle olemasolu sõltub kasvukeskkonnast (Aasamaa & Aphalo, 2016). On välja pakutud, et roheline valguse vastupidine efekt sinisele valgusele võib olla seotud veekadude piiramisega läbi õhulõhede tiheda taimkatte all, kus rohelist valgust on suhteliselt palju ja fotosünteesi võimalused väikesed (Talbott et al., 2006).

### 1.3. Spektri mõju fotosünteesi veekasutuse efektiivsusele

Taimede veekasutuse efektiivsus (ingl. k. *water-use efficiency*, WUE) näitab palju süsinikku seotakse ajaühikus kaotatud vee koguse kohta (Guo et al., 2006). WUE-d saab mõõta erinevatel organisatsioonitasemetel (leht, taim, populatsioon) ja erinevates ajaskaalades. Seetõttu on kasutusel erinevad veekasutuse efektiivsuse mõõdud. Taimefüsioloogid kasutavad tavaliselt lehe tasemel mõõtmisi, kuna kaasaskantav varustus lubab hõlpsalt samaaegselt mõõta nii fotosünteesi kui ka veevahetust (Medrano et al., 2015).

Fotosünteesi veekasutuse efektiivsus (PWUE) kirjeldab lehe tasemel veekasutust kindlal ajamomendil. Fotosünteesi veekasutuse efektiivsust saab väljendada mitmel erineval viisil, millest olulisemad on hetkeline fotosünteesi veekasutuse efektiivsus ( $I_nWUE$ ) ja sisemine fotosünteesi veekasutuse efektiivsus (IWUE). Esimene arvutatakse netofotosünteesi ( $A_N$ ) ja transpiratsiooni intensiivsuse ( $E$ ) järgi, teine aga  $A_N$  ja õhulõhede juhtivuse ( $g_s$ ) suhtena.  $I_nWUE$  sõltub veeaururõhu defitsiidist (VPD) ja see ei võimalda erinevates keskkonnatingimustes kasvanud taimi võrrelda, teise puhul aga otsene sõltuvus VPD-st puudub ja seetõttu saab erinevaid indiviide ja liike võrrelda (Feng, 1999).

Katsed looduslikus puistus loomulikes valgustingimustes on näidanud, et valguslehtedel on kõrgem IWUE kui varjulehtedel (Sellin et al., 2010; Medrano et al., 2015), mis tuleneb valguse intensiivsuse erinevast mõjust netofotosünteesile ja õhulõhede juhtivusele varju- ja valguslehtedes. Kui valgus- ja varjulehti eksponeerida samades tingimustes, siis varjulehtedes on IWUE oluliselt suurem kui valguslehtedes, mis viitab sellele, et varjulehtede

õhulõhed on rohkem suletud tulenevalt suurematest hüdraulilistest piirangutest (Sellin et al., 2010).

PWUE sõltuvust valguse kvaliteedist on uuritud vaid üksikutes töödes. Lee jt (2007) näitasid, et talvekirsi (*Withania somnifera* [L.] Dunal) hetkeline fotosünteesi veekasutuse efektiivsus on kõrgeim sinise-punase (50B/50R) valguse segus, natuke madalam valges (fluoretsentslambid) ja monokromaatilises punases valguses ning kõige väiksem 100% sinises valguses. Hariliku kuuse (*Picea abies* [L.] H.Karst.) ja hariliku männi (*Pinus sylvestris* L.) puhul leiti, et IWUE oli kõrgem 25B/75R valguses võrreldes 55B/45R või kõrgsurve naatriumlampidega, mis näitab, et taimed, mis kasvasid punaserikkas valguses olid võimelised vähendama veekadu ilma netofotosünteesi alanemiseta (Riikonen et al., 2016). Paprika (*Capsicum annuum* L.) taimedel erines  $I_n$ WUE vaid kollases valguses (66.6% kõrgem kui valges) sellest mis valges valguses, mitteoluliselt väiksem oli aga sinises, rohelises ja punases valguses (Casierra-Posada et al., 2014).

Taimede veekasutuse efektiivsus on saamas üheks võtmeküsimuseks poolkuivades piirkondades, kus põllukultuuride tootmine nõuab suurt hulka vett (ligi 70% veest, mis on inimestele kättesaadav). Arvestades seda, et kliimamuutuste ennustuste põhjal tõuseb õhu temperatuur ja sageneb põud poolkuivades regioonides, siis põllukultuuride WUE suurendamine on esmatähtis ülesanne ülemaailmse toiduprobleemi leevendamiseks tulevikus (Medrano et al., 2015).

#### 1.4. Spektri mõju taime hüdraulilisele juhtivusele

Hüdrauliline juhtivus on suurus, mis näitab kui kergesti vesi suudab liikuda läbi taime või tema erinevate organite. Mida suurem on hüdrauliline juhtivus, seda suurem hulk vett läbib ajaühikus taime või mõnd tema organit ja seda paremini suudetakse korvata veekadusid transpiratsioonil (Taiz & Zeiger, 2002) ja sellest tulenevalt vältida õhulõhede sulgumist, mis omakorda piiraks süsiniku assimilatsiooni (Johnson et al., 2009). Lehe hüdrauliline juhtivus ( $K_L$ ) on parameeter, mis omab suurt funktsionaalset tähtsust, sest enamik (47-94%) kogu taime takistusest veevoolule asub lehtedes. Samuti on lehtede hüdrauliline funktsioon oluline globaalses mastaabis: rohkem kui 40 000 km<sup>3</sup> vett läbib aastas taimelehtede veetransporditeid, moodustades ligi 70% maismaa evaporatsioonist (Chapin et al., 2002).

Lehe hüdraulilise juhtivuse sõltuvust valguse intensiivsusest ja valgustatuse kestusest on uuritud rohkem (Nardini et al., 2005; Sellin et al., 2008), kuid sõltuvust valguse

kvaliteedist vaid üksikutes töödes (Voicu et al., 2008; Sellin et al., 2011; Savvides et al., 2012; Aasamaa et al., 2014). Lisaks valguse omadustele sõltub  $K_L$  lehe tunnustest (anatomiline ehitus, vanus) ning ka füsioloogilistest ja keskkonna faktoritest (taime veega varustatus, temperatuur, mineraalainete olemasolu; Prado & Maurel, 2013). Mitmetes töödes on näidatud, et heitlehiste puude valguslehtedel on suurem hüdrauliline juhtivus, kui varjulehtedel (Sellin & Kupper, 2005; Õunapuu & Sellin, 2013; Aasamaa et al., 2014). See on kooskõlas asjaoluga, et tugevama valguse intensiivsuse juures on  $K_L$  kõrgem (Voicu et al., 2008). Tugev hüdraulilise juhtivuse valgustundlikkus võib olla üks viise kuidas puud tagavad säästliku veekasutuse (Aasamaa & Söber, 2012). Kuna hüdraulilist juhtivust mõjutavad nii paljud tegurid, ei ole üllatav, et liigiti esineb kuni 65 kordset erinevust lehtede hüdraulilise juhtivuse osas (Sack & Holbrook, 2006). Lahknevused erinevates uurimustes johtuvad ka erinevatest katse tingimustest ja hüdraulilise juhtivuse mõõtmise meetoditest.

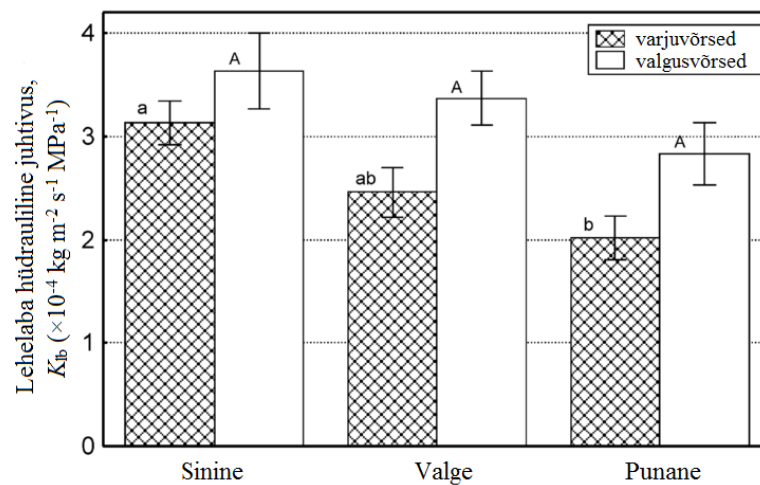
Sellin jt (2011) viisid läbi katse arukasega, kus leiti et  $200\text{--}250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PARi juures lehelaba hüdrauliline juhtivus oli suurim sinises valguses, keskmised väärtused esinesid valges ja madalaimad punases valguses (joon. 5). Sama trendi näitavad ka Aasamaa jt (2014) katse arukasega ning van Ieperen jt (2012) katse hariliku kurgiga. Suureviljalise tamme (*Quercus macrocarpa* Michx.) lehelaba hüdrauliline juhtivus oli aga suure valguse intensiivsuse tingimustes ( $\text{PAR } 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) suurim valges valguses (163% võrreldes pimedusega), sellele järgnesid sinine ja roheline valgus (100%) ning väikseim oli oranžis ja punases (30%) valguses (Voicu et al., 2008). Nõrgas valguses oli kurgi  $K_L$  kolm korda suurem sinises ja sinise-punase valguse segus kasvanud taimedel kui neis, mis ainult punases valguses kasvasid (Savvides et al., 2012).

Aasamaa ja Söber (2012) mõõtsid viie parasvöötme puuliigi – harilik vaher (*Acer platanoides* L.), harilik toomingas (*Padus avium* Mill.), harilik haab (*Populus tremula* L.), raagremmelgas (*Salix caprea* L.) ja harilik pärn (*Tilia cordata* Mill.) – võrsete hüdraulilist juhtivust ( $K_S$ ) ja said tulemuseks, et  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  sinine valgus suurendas  $K_S$  umbes samal määral, kui 500 või  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  valge valgus. Punases valguses ( $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) aga suurenes võrse hüdrauliline juhtivus poole vähem kui muudes töötlustes, võrreldes pimedas mõõdetuga.

Sellin jt (2011) töös valguse kvaliteedi mõju oksa hüdraulilisele juhtivusele ( $K_B$ ) oluliseks ei osutunud. Aasamaa jt (2014) näitasid, et arukase oksa hüdrauliline juhtivus oli suurim  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  sinise valguse, väiksem  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  punase valguse ja väikseim



500 või 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  valge valguse all nii varju- kui ka valgusvõrsetel, kuid keskmiste erinevused oli väikesed.



**Joonis 5.** Arukase lehelaba hüdraulilise juhtivuse ( $K_h$ ) varieeruvus sõltuvalt valguse kvaliteedist ja asendist võras. Veapostid tähistavad standardviga, erinevad tähed näitavad statistiliselt olulist erinevust töötluste vahel (Sellin et al., 2011 järgi).

Eelnevat kokku võttes, võib järeldada, et sinine valgus stimuleerib hüdraulilist juhtivust, sõltumata valguse intensiivsusest. Kui valgusvoost eemaldada sinine spektri osa, väheneb kreeka pähklipuu lehe hüdrauliline juhtivus 65% võrreldes normaalse valge valgusega (Baaziz et al., 2012). Kuna hüdraulilise juhtivuse ja õhulõhede juhtivuse vahel esineb tugev positiivne korrelatsioon (Brodribb & Jordan, 2008; Sellin et al., 2008; van Ieperen et al., 2012), on tõenäoline, et ka lehe hüdrauliline juhtivus sõltub spetsiifiliste fotoretseptorite selektiivsest tundlikkusest valguse kvaliteedi suhtes (Sellin et al., 2011; Aasamaa & Söber, 2012). Fototropiinid, krüptokroomid ja võimalik, et ka rodopsiin on sinise valguse retseptorid soontaimedes ja seepärast tuleks tulevikus uurida nende osalust hüdraulilise juhtivuse regulatsioonis (Aasamaa & Söber, 2012). Ka akvaporiinide geeniekspressioon ja aktivatsioon mängivad oma osa hüdraulilise juhtivuse muutustes (Baaziz et al., 2012), kuid vastavad mehhanismid ei ole veel kaugeltki selged.

## 1.5. Töö eesmärgid

Taimede elutegevuseks on valguse olemasolu vältimatult oluline, tänu millele saab toimuda fotosüntees, mille käigus toodetakse esmast orgaanilist ainet. Taimede kasvu ja talitlust mõjutab valgus väga mitmeti – nii langevate kiirte nurga, intensiivsuse, kestuse kui ka

spektraalse koostise kaudu. Viimasele antud töö fookusseeritud ongi. Väga ulatuslikult on uuritud spektri mõju taimede morfoloogiale (Abidi et al., 2013; Casierra-Posada et al., 2014; O'Carrigan et al., 2014; Chen et al., 2016), kuid antud töös seda teemaderingi ei kajastata, vaid keskendutakse taimede füsioloogilistele funktsioonidele.

Käesoleva magistritöö peamiseks eesmärgiks oli välja selgitada, kuidas valguse spektraalne koostis mõjutab arukase võrsete ja lehtede talitlust. Uuritakse nelja füsioloogilist parameetrit: õhulõhede juhtivust, sisemist veekasutuse efektiivsust, lehelaba hüdraulilist juhtivust ja oksa (võrse telje) hüdraulilist juhtivust. Teiseks eesmärgiks oli uurida, kas võrse asend võras mõjutab taimede uuritavaid tunnuseid ning kas võrse asendist sõltub tunnuste tundlikkus valguse kvaliteedi suhtes.

## 2. Materjal ja metoodika

### 2.1. Katseala ja proovipuud

Välitööd toimusid 2013. aasta juuni ja juuli kuus Tartumaal Meeksi vallas, prooviala paiknes Liispõllu küla lähedal (58°16' N, 27°16' E, kõrgus merepinnast 40 m) looduslikus segapuistus. Piirkonna aastane keskmine sademete hulk on 650 mm, keskmine temperatuur juulis 17.0°C ja jaanuaris -6.7°C. Vegetatsiooniperiood kestab aprilli keskpaigast kuni oktoobrini (175-180 päeva). Keskmine aastane kiirgusehulk on 3518 MJ m<sup>-2</sup> ja kiirgusbilanss 2552 MJ m<sup>-2</sup>.

Katse viidi läbi arukasel (*Betula pendula* Roth), Euroopa parasvöötme ja boreaalsete metsade tavalisel lehtpuuliigil. Võrsed lõigati kolmelt 30-35-aastaselt proovipuult (kõrgus 19.6-20.8 m, rinnasdiameeter 15.3-17.8 cm) võra alumisest kolmandikust (keskmine kõrgus 12.0 m; varjuoksad) ja ülemisest kolmandikust (keskmine kõrgus 18.2 m; valgusoksad), kasutades selleks tellingutest torni, mis asetses proovipuude vahel. Tabelis 1 on esitatud spektri (R/FR; sinise/punase suhe) ning lehtede optilised omadused (neelduvus, läbilaskvus ja peegelduvus) mõõdetuna võra ülemises ja alumises osas.

**Tabel 1.** Valguse spektri ja lehtede optilised omadused (keskmine  $\pm$  SE) võra ülemises ja alumises kolmandikus. B - 400-500 nm; R - 600-700 nm; FR - 700-780 nm; *P* - statistiline olulisus (A. Niglase andmete põhjal).

Tunnus	Ülemine võra	Alumine võra	<i>P</i>
R/FR	1.23 $\pm$ 0.06	0.76 $\pm$ 0.07	<0.001
B/R	2.02 $\pm$ 0.08	1.80 $\pm$ 0.07	0.008
Neelduvus	1.06 $\pm$ 0.03	0.95 $\pm$ 0.03	0.007
Läbilaskvus	0.101 $\pm$ 0.007	0.131 $\pm$ 0.009	0.006
Peegelduvus	0.075 $\pm$ 0.001	0.076 $\pm$ 0.001	0.375

### 2.2. Laborikatse korraldus

Igale mõõtmispäevale eelneval öhtul lõigati vee all arukaskedelt 20-30 cm pikkused võrsed ja transporditi laborisse, nii et nende lõikepinnad olid vees. Laboris pandi võrsed plastikpudelitesse, mis olid täidetud deioniseeritud, filtreeritud (Direct-Q3 UV veepuhastussüsteem; Millipore SAS, Molsheim, Prantsusmaa) ja värskelt degaseeritud veega (T-04-125 ultraheli-vaakumdegasaator; Terriss Consolidated Industries, Asbury Park, USA).

Igal võrsel valmistati ette kaks lehte oksa ksüleemi veepotentsiaali mõõtmiseks ( $\Psi_B$ ). Selleks pandi lehed väikestesse Minigrip® kottidesse, suleti õhukindlalt kleeplindiga ja kaeti alumiiniumfooliumiga. Seejärel paigutati võrsed pimedasse ruumi ja jäeti ööks sinna, et toimuks oksa ja lehe kudede veega küllastumine. Hommikul, enne mõõtmiste algust, asetati võrsed kaheks tunniks  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  kiirguse alla ja seejärel hakati valguse intensiivsust astmete kaupa vähendama kuni  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (5 valguse intensiivsuse töötlust: PAR 1000, 800, 600, 400,  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  mõõdetuna võrsete kohalt). Igat võrset valgustati uuel PARI tasemel vähemalt 30 minutit ja seejärel tehti 20 minuti jooksul vajalikud mõõtmised. Valgustamiseks kasutati LED fütopaneele (Photon Systems Instruments, Drasov, Tšehhi Vabariik), valgusrežiimi juhiti LC 100 valguse kontrolleritega. Võrseid eksponeeriti kolmele spektraalselt erinevale valgusele: sinine (B; 460-480 nm + IR 735 nm), neutraalne valge (W; 415-655 nm + IR 735 nm) ja punane (R; 620-645 nm + IR 735 nm). Võrsete kohal olevat õhku segati ventilaatoriga, et vältida temperatuurigradiiente.

### 2.3. Lehtede gaasivahetuse mõõtmine

Netofotosünteesi ( $A_N$ ) ja õhulõhede juhtivust veeaurule ( $g_s$ ) mõõdeti LCpro+ portatiivse fotosünteesi süsteemiga (ADC BioScientific, Great Amwell, UK) iga võrse viiel lehel konstantsel  $\text{CO}_2$  kontsentratsioonil ( $360 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), õhuniiskusel (veeaururõhk 15 mbar) ja temperatuuril ( $25^\circ\text{C}$ ). Sisemine veekasutuse efektiivsus (IWUE) arvutati  $A_N$  ja  $g_s$  suhtena. Kogu lehe veepotentsiaal ( $\Psi_L$ ) määrati kolmel või neljal oksalt lõigatud lehel Scholanderi-tüüpi rõhukambriga paralleelselt gaasivahetuse mõõtmistega. Oksa (võrse telje) ksüleemi veepotentsiaali ( $\Psi_B$ ) määramiseks kasutati pakitud lehtede meetodit (Brodribb & Holbrook, 2003), kasutades kahte lehte võrse kohta, mis valmistati ette eelneval õhtul. Eeldatakse, et mittetranspireerivate (kaetud) lehtede veepotentsiaal on tasakaalustunud oksa ksüleemi veepotentsiaaliga lehe kinnitumise punktis. Arvutustes kasutatavad veepotentsiaalid on 3-4 katmata ja 2 kaetud lehe aritmeetilised keskmised. Kokku kasutati gaasivahetuse ja hüdraulilise juhtivuse mõõtmisteks 180 võrset ( $3 \text{ puud} \times 2 \text{ võra asendit} \times 5 \text{ valguse intensiivsust} \times 3 \text{ valguse värvust} \times 2 \text{ replikatsiooni}$ ). Terve eksperimendi vältel mõõdeti jooksvalt õhu temperatuuri ( $T_A$ ) ja suhtelist õhuniiskust (RH) HMP45A termo- ja hüdromeetriga (Vaisala, Helsinki, Soome) ning andmed salvestati DL2e andmesalvestiga (Delta-T Devices, Burwell, UK).

## 2.4. Hüdrauliliste parameetrite leidmine

Oksa (ilma lehtedeta võrse telg,  $K_B$ ) ja lehtede ( $K_L$ ) hüdrauliline juhtivus määrati evaporaatiivse voo meetodil, mis baseerub transpiratsioonivoo ja liikumapanevate jõude mõõtmisel. Oksa hüdrauliline juhtivus arvutati valemiga (Hubbard et al., 2002; Sellin & Lubenets, 2010):

$$K_B = \frac{g_s \cdot VPD_L}{P \cdot (\Psi_w - \Psi_B)}, \quad (1)$$

kus  $VPD_L$  on veeaururõhkude erinevus lehe intertsellulaaride ja välisõhu vahel,  $P$  on õhurõhk ja  $\Psi_w$  on deioniseeritud vee veepotentsiaal ( $\Psi_w = 0$  MPa normaaltingimustes). Lehe hüdrauliline juhtivus arvutati analoogiliselt, baseerudes veepotentsiaali langusel üle vastava segmendi ( $\Psi_B - \Psi_L$ ). Nii  $K_B$  ja  $K_L$  on väljendatud lehepinna ühiku kohta.  $VPD_L$  määratleti kui küllastunud veeaururõhu (lehe temperatuuril) ja välise aururõhu vaheline erinevus. Küllastunud aururõhk ( $e_{sat}$ ) arvutati Bucki valemi järgi (1981):

$$e_{sat} = (1.0007 + 3.46 \times 10^{-6} P) \cdot 6.1121 \cdot \exp^{\frac{17.502 \cdot T}{240.97 + T}}, \quad (2)$$

kus  $T$  on lehe või õhu temperatuur.

## 2.5. Andmete analüüs

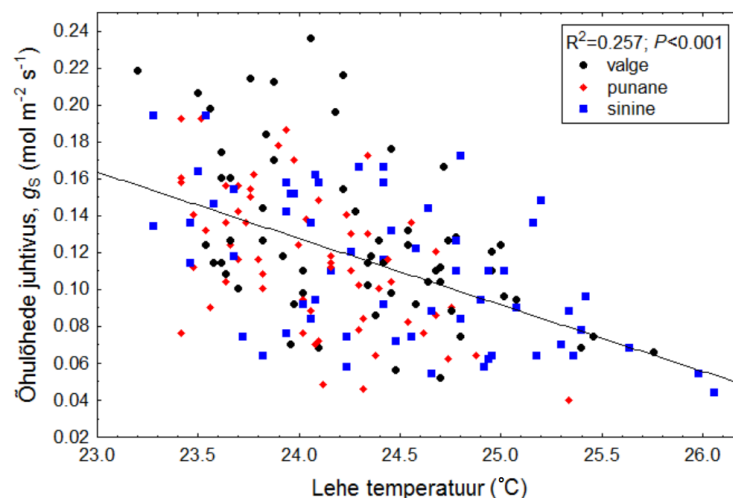
Algandmed sisestati programmiga MS Excel 2007 (Microsoft Corp., USA), millega viidi läbi vajalikud arvutused. Andmete statistiliseks analüüsiks kasutati programmi Statistica 7 (StatSoft Inc., Tulsa, USA). Erinevate faktorite mõju analüüsimiseks kasutati kovariatsioonanalüüsi (ANCOVA), kus valguse kvaliteet, valguse intensiivsus, võra asend ja proovipuu olid kategoorilised muutujad. Proovipuu võeti juhuslikuks muutujaks. Analüüsides kasutati III tüüpi ruutude summat, kuna tegemist oli tasakaalustatud andmestikuga. Uuritavate tunnuste vahelisi seoseid uuriti lineaarse või mittelineaarse regressioonanalüüsiga. Andmete vastavust normaaljaotusele ja dispersioonide homogeensust kontrolliti vastavalt Lillieforsi ja Levene testide abil. Kus vaja, kasutati andmete logaritmimist või komplekstransformatsiooni. *Post hoc* keskmiste võrdlused viidi läbi Tukey HSD testiga. Sõltumatute tunnuste mõju tugevust hinnati osalise eeta-ruuduga ( $\eta_{\text{partial}}^2$ ) ja mudeli prognoosivõime näitajana kasutati parandatud determinatsioonikordajat ( $R_{\text{adj}}^2$ ).

### 3. Tulemused

#### 3.1. Gaasivahetus

##### 3.1.1. Õhulõhede juhtivus

Kovariatsioonanalüüs näitas, et õhulõhede juhtivus sõltub oluliselt lehe temperatuurist ja valguse intensiivsusest, mille  $\eta_{\text{partial}}^2$  oli vastavalt 0.34 ja 0.29. Keskmiste mõjudega olid oksa hüdrauliline juhtivus (0.24) ja valguse kvaliteet (0.15). Kõige vähem mõjutasid õhulõhede juhtivust lehe asend võras (0.09), õhutemperatuur (0.09) ja õhuniiskus (0.05). Parim mudel (tabel 2) kirjeldas 74% tunnuse kogu varieeruvusest ( $P < 0.001$ ). Statistiliselt oluliseks ei osutunud katsepuu, millelt oksad lõigati. Regressioonanalüüs kinnitas õhulõhede juhtivuse ja lehe temperatuuri vahelist negatiivset seost ( $R^2 = 0.257$ ;  $P < 0.001$ ): mida kõrgem on lehe temperatuur, seda väiksem on õhulõhede juhtivus (joon. 6).  $g_s$  on positiivselt seotud oksa hüdraulilise juhtivusega ( $R^2 = 0.45$ ;  $P < 0.001$ ).

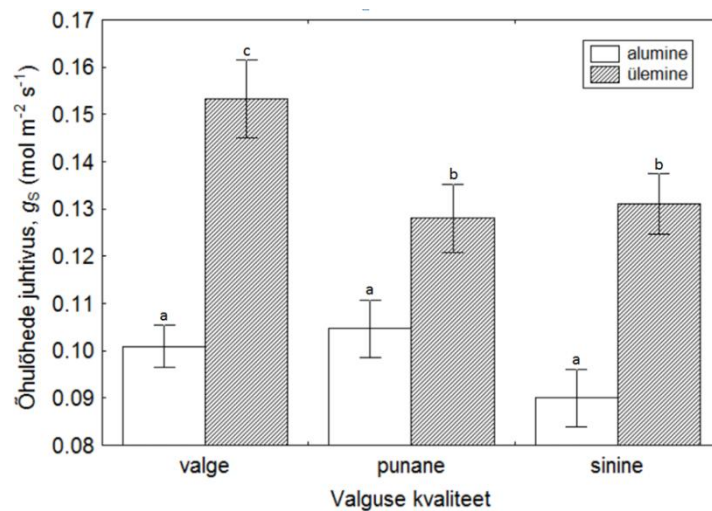


**Joonis 6 .** Õhulõhede juhtivuse ( $g_s$ ) sõltuvus lehe temperatuurist üle kõigi töötluste.

Varjulehtede õhulõhede juhtivuste keskmine oli statistiliselt oluliselt ( $P < 0.001$ ) väiksem kui valguslehtede keskmine, vastavalt  $0.10 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ja  $0.14 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Võra alaosas õhulõhede juhtivus valguse kvaliteedist ei sõltunud, kuid võra ülaosas ilmnes oluline ( $P = 0.03$ ) mõju: valges valguses oli õhulõhede juhtivus (keskmiselt  $0.15 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) suurim, mis erines punases ja sinises valguses mõõdetust (mõlemal  $0.13 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ : joon. 7; tabel 3). Valguse intensiivsuse tõusuga näitas  $g_s$  langustrendi, kuid erinevused ei osutunud statistiliselt oluliseks.

**Tabel 2.** Kovariatsioonanalüüsi tulemused hindamaks erinevate faktorite mõju õhulõhede juhtivusele ( $g_s$ ), sisemisele veekasutuse efektiivsusele (IWUE), oksa hüdraulilisele juhtivusele ( $K_B$ ) ja lehe hüdraulilisele juhtivusele ( $K_L$ ); *ns* - faktori mõju ei ole statistiliselt oluline.

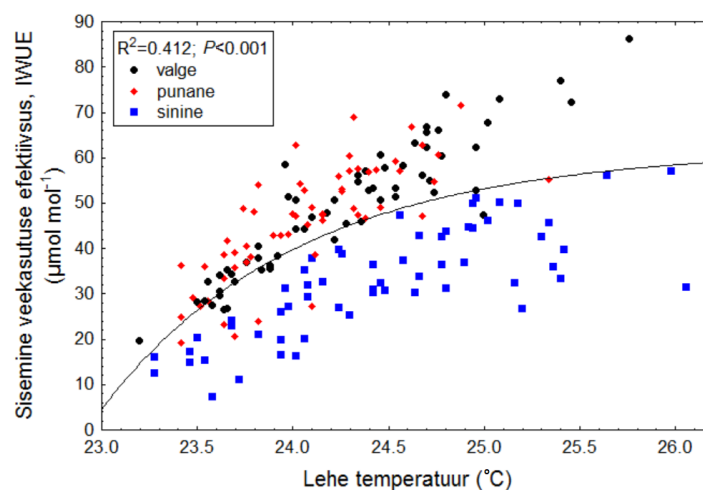
Uuritav tunnus	R <sup>2</sup> <sub>adj</sub>	Faktor	P	η <sup>2</sup> <sub>partial</sub>
<b>g<sub>s</sub></b>				
	0.737	Puu	ns	-
		Võra asend	<0.001	0.092
		Valguse kvaliteet	<0.001	0.150
		Valguse intensiivsus	<0.001	0.292
		Lehe temperatuur	<0.001	0.341
		K <sub>B</sub>	<0.001	0.240
		Õhutemperatuur	<0.001	0.086
		Õhuniiskus	0.005	0.047
<b>IWUE</b>				
	0.782	Puu	ns	-
		Võra asend	0.02	0.034
		Valguse kvaliteet	<0.001	0.595
		Valguse intensiivsus	<0.001	0.205
		Lehe temperatuur	<0.001	0.133
		Lehe veepotentsiaal	0.01	0.042
<b>K<sub>B</sub></b>				
	0.519	Puu	<0.001	0.288
		Võra asend	ns	-
		Valguse kvaliteet	0.022	0.045
		Valguse intensiivsus	0.004	0.085
		Lehe veepotentsiaal	<0.001	0.149
		Õhuniiskus	0.027	0.029
		Õhu temperatuur	<0.001	0.121
<b>K<sub>L</sub></b>				
	0.380	Puu	<0.001	0.082
		Võra asend	<0.001	0.109
		Valguse kvaliteet	<0.001	0.081
		Valguse intensiivsus	ns	-
		VPD <sub>L</sub>	0.006	0.440
		K <sub>B</sub>	0.008	0.041



**Joonis 7.** Õhulõhede juhtivuse ( $g_s$ ) varieeruvus sõltuvalt valguse kvaliteedist ja asendist võras (alumine ja ülemine kolmandik). Veapostid tähistavad standarddviaga, erinevad tähed näitavad statistiliselt olulist erinevust töötluste vahel.

### 3.1.2. Sisemine veekasutuse efektiivsus

Parim analüüsi mudel seletas ära 78% IWUE kogu varieeruvusest ( $P < 0.001$ ; tabel 2). Kõige enam mõjutas IWUE-d valguse kvaliteet, sellele järgnes valguse intensiivsus:  $\eta_{\text{partial}}^2$  vastavalt 0.60 ja 0.21. Nõrgem mõju uuritavatele tunnustele oli lehe temperatuuril, lehe veepotentsiaalil ja võra asendil. Regressioonanalüüs kinnitas IWUE positiivset sõltuvust temperatuurist ( $R^2 = 0.412$ ;  $P < 0.001$ ): lehe temperatuuri tõusuga suureneb IWUE (joon. 8).



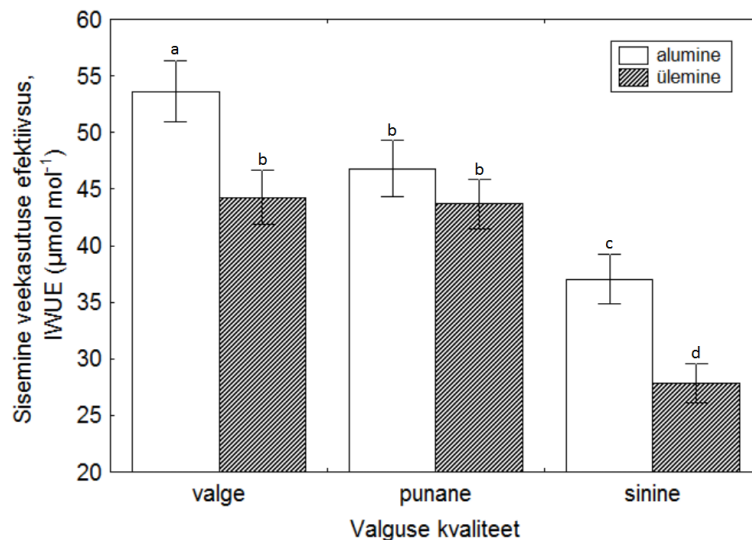
**Joonis 8.** Lehtede sisemise veekasutuse efektiivsuse (IWUE) sõltuvus lehe temperatuurist üle kõigi töötluste.



**Tabel 3.** Valguse kvaliteedi mõju uuritavatele füsioloogilistele parameetritele, väljendatud muutusena valge valguse suhtes erinevates võrakihtides. \* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ ; \*\*\* $P < 0.001$ .

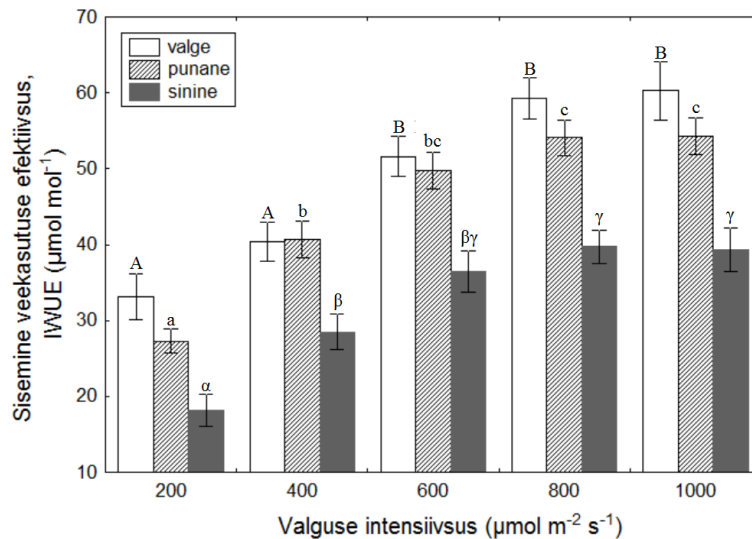
Uuritav tunnus	Võra asend	Keskmine/Muutus	Valguse kvaliteet		
			Valge	Punane (muutus, %)	Sinine (muutus, %)
$g_s$ ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Alumine	Keskmine Muutus	0.101±0.005 100%	0.105±0.006 +3.96%	0.090±0.006 -10.89%
	Ülemine	Keskmine Muutus	0.153±0.008 100%	0.128±0.007 <b>-16.34% **</b>	0.131±0.006 <b>-14.38% *</b>
IWUE ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )	Alumine	Keskmine Muutus	53.604±2.696 100%	46.778±2.493 <b>-12.73% **</b>	37.054±2.207 <b>-30.87% ***</b>
	Ülemine	Keskmine Muutus	44.258±2.419 100%	43.684±2.16 -1.3%	27.804±1.723 <b>-37.18% ***</b>
$K_B$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ )	Alumine	Keskmine Muutus	23.760±1.761 100%	25.779±1.512 +8.5%	27.941±2.514 +17.6%
	Ülemine	Keskmine Muutus	30.005±2.069 100%	24.728±1.451 -17.59%	31.303±2.830 +4.33%
$K_L$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ )	Alumine	Keskmine Muutus	2.766±0.123 100%	3.027±0.156 +9.44%	3.714±0.179 <b>+34.27% ***</b>
	Ülemine	Keskmine Muutus	3.567±0.167 100%	3.468±0.152 -2.78%	4.173±0.245 +16.99%

Sisemine veekasutuse efektiivsus oli valges valguses 1.5 korda ( $P = 0.031$ ) ja punases valguses 1.4 korda ( $P < 0.001$ ) suurem kui sinises valguses. Võrreldes valguse kvaliteedi mõju võra kihtide kaupa, selgus, et varjulehtedel on punases valguses 13% väiksem ( $P < 0.01$ ) ja sinises valguses 31% väiksem ( $P < 0.001$ ) IWUE kui valges valguses. Võra ülaosas oli IWUE sinises valguses koguni 37% väiksem ( $P < 0.001$ ) kui valges valguses (tabel 3). Varjuvõrsete keskmine IWUE oli statistiliselt oluliselt ( $P < 0.001$ ) kõrgem ( $45.8 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ) kui valgusvõrsetel ( $38.6 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ).



**Joonis 9.** Sisemise veekasutuse efektiivsuse (IWUE) varieeruvus sõltuvalt valguse kvaliteedist ja võra asendist. Veapostid tähistavad standardviga, erinevad tähed näitavad statistiliselt olulist erinevust töötluste vahel.

Koos valguse intensiivsuse kasvuga kuni  $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -ni kasvab ka IWUE, seejärel tõus peatub ( $800$  ja  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  juures IWUE väärtused ei erine). Sama trend esineb nii võra varju- kui valgusosas ja ka kõigi valguse kvaliteetide puhul (joon. 10). Üle kõikide töötluste sõltub IWUE võrdsel määral netofotosünteesi (osakorrelatsiooni koefitsient 0.93) ja õhulõhede juhtivuse varieeruvusest (osakorrelatsiooni koefitsient -0.92).



**Joonis 10.** Sisemise veekasutuse efektiivsuse (IWUE) väärtused erinevatel valguse intensiivsustel valguse värvuste kaupa. Veapostid näitavad standarddviaga, erinevad tähed statistiliselt olulist erinevust keskmiste vahel.

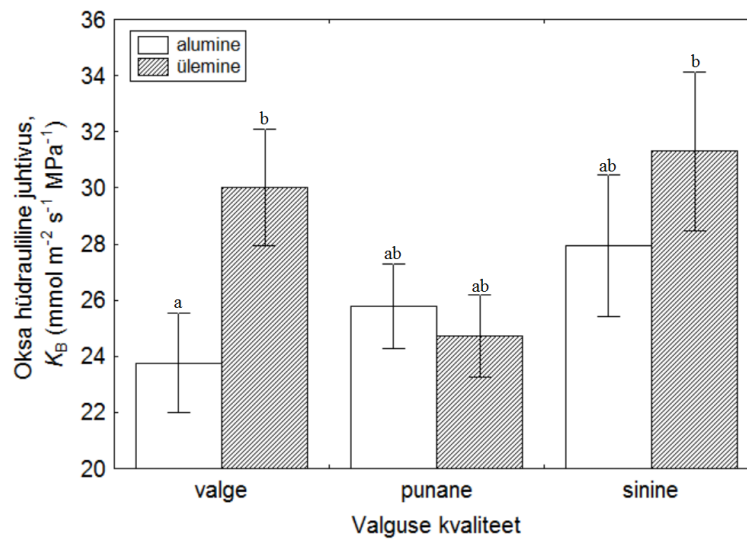
## 3.2. Hüdrauliline juhtivus

### 3.2.1. Oksa hüdrauliline juhtivus

Andmeanalüüs näitas, et oksa hüdrauliline juhtivus sõltub proovipuust, lehe veepotentsiaalist, õhu temperatuurist, valguse intensiivsusest, valguse kvaliteedist ja suhtelisest õhuniiskusest (järjestatud mõju tugevuse nõrgenemise suunas). Võra asend oluliseks ei osutunud. Parim mudel kirjeldab 52% tunnuse kogu varieeruvusest ( $P < 0.001$ ; tabel 2). Üks proovipuu omas ligikaudu 1.5 korda kõrgemaid  $K_B$  väärtusi (Tukey HSD test,  $P < 0.001$ ) võrreldes kahe ülejäänud puuga, keskmised vastavalt 35.7, 23.3 ja 22.8  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ . Regressioonianalüüs kinnitas nõrka negatiivset seost  $K_B$  ja õhuniiskuse vahel ( $R^2 = 0.110$ ;  $P < 0.001$ ),  $K_B$  ja õhu temperatuuri vahel ( $R^2 = 0.153$ ;  $P < 0.001$ ) ning  $K_B$  ja lehe veepotentsiaali vahel ( $R^2 = 0.110$ ;  $P < 0.001$ ).

$K_B$  oli suurim sinises valguses (keskmise 29.6  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ), väiksem valges (26.9  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ) ja väikseim punases valguses (25.3  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ). Uurides valguse kvaliteedi mõju võra asendi kaupa, selgub, et varjuvõrsetel on punases valguses 9% ja sinises valguses 18% suurem  $K_B$  kui valges valguses. Võra ülaosas oli  $K_B$  punases valguses pigem madalam ja sinises suurem kui valges valguses (joon. 11; tabel 3), kuid ükski neist

trendidest ei osutunud statistiliselt oluliseks. Võra varju- ja valgusosas kasvanud võrsete keskmine  $K_B$  erines oluliselt vaid valgus valguses ( $P = 0.014$ )

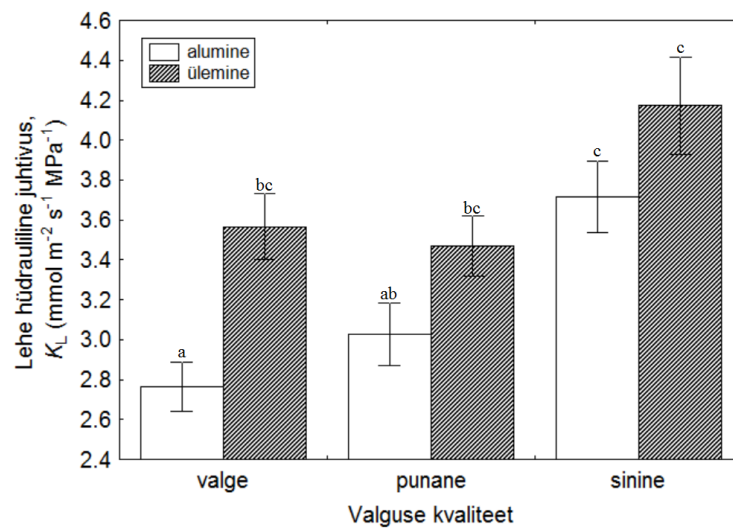


**Joonis 11.** Oksa hüdraulilise juhtivuse ( $K_B$ ) varieeruvus sõltuvalt valguse kvaliteedist ja asendist võras. Veapostid tähistavad standarddviaga, erinevad tähed näitavad statistiliselt olulist erinevust töötluste vahel.

### 3.2.2. Lehe hüdrauliline juhtivus

Lehe hüdrauliline juhtivus sõltus veeaururõhkude erinevusest intertsellulaaride ja atmosfääri vahel ( $VPD_L$ ), võra asendist, proovipuust, valguse kvaliteedist ja oksa hüdraulilisest juhtivusest. Valguse intensiivsus oluliseks ei osutunud. Kovariatsioonanalüüsi parim mudel seletas 38% tunnuse kogu varieeruvusest (tabel 2). Regressioonanalüüs kinnitas nõrka positiivset seost  $VPD_L$  ja  $K_L$  vahel ( $P = 0.004$ ): atmosfäärinõudluse suurenemisega lehe hüdrauliline juhtivus suureneb.  $K_L$  ja  $K_B$  vahel oli samuti positiivne seos ( $R^2 = 0.220$ ;  $P < 0.001$ ).

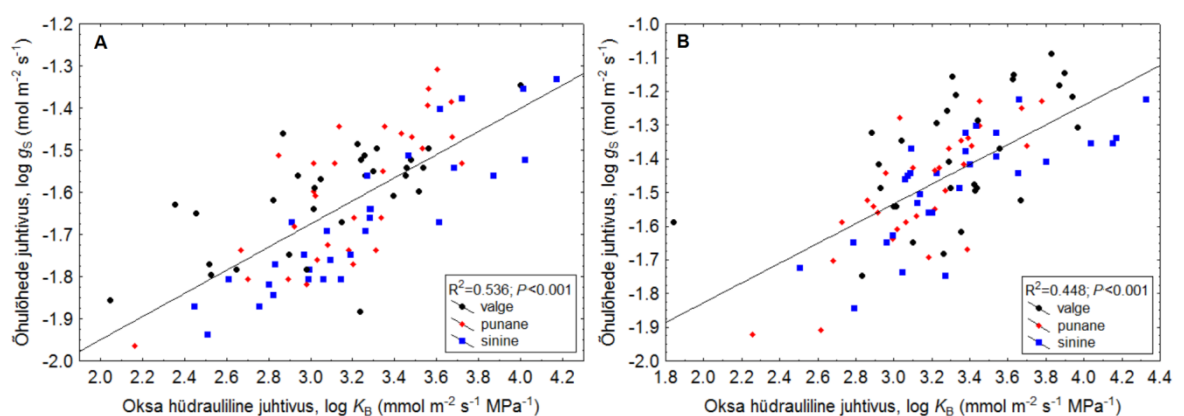
$K_L$  oli oluliselt ( $P < 0.001$ ) suurem sinises valguses ( $3.94 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ) kui punases ( $3.25 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ) ja valges ( $3.17 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ). Võra alaosas oli  $K_L$  punases valguses 9% ja sinises 34% suurem ( $P < 0.001$ ) kui valges valguses. Varjuvõrsete keskmine  $K_L$  oli statistiliselt oluliselt madalam ( $3.17 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ;  $P < 0.001$ ) kui valgusvõrsetel ( $3.74 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ).



**Joonis 12.** Lehe hüdraulilise juhtivuse ( $K_L$ ) varieeruvus sõltuvalt valguse kvaliteedist ja asendist võras. Veapostid tähistavad standardviga, erinevad tähed näitavad statistiliselt olulist erinevust töötluste vahel.

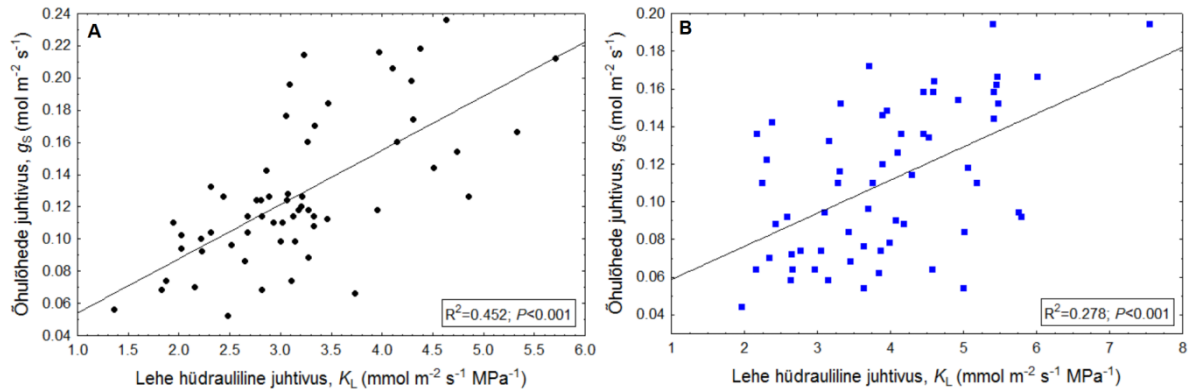
### 3.3. Hüdraulilise juhtivuse ja gaasivahetuse koordinatsioon

Õhulõhede juhtivus on positiivses seoses oksa hüdraulilise juhtivusega ( $R^2 = 0.450$ ;  $P < 0.001$ ): mida suurem on oksa veetranspordivõime, seda suurem on õhulõhede juhtivus. Võrreldes alumise (joon. 13A) ja ülemise (joon. 13B) võrakihi  $g_s$  ja  $K_B$  vahelist seosti, selgus, et vastavate regressioonsirgete tõusud statistiliselt (Student  $t$ -test) ei erine. Samuti ei esine olulist erinevust valguse kvaliteetide kaupa analüüsitud regressioonsirgete vahel.



**Joonis 13 .** Õhulõhede juhtivuse ( $g_s$ ) sõltuvus oksa hüdraulilisest juhtivusest varju- (A) ja valgusosas (B).

Õhulõhede juhtivuse ja lehe hüdraulilise juhtivuse vahel esineb samuti positiivne seos ( $R^2 = 0.231$ ;  $P < 0.001$ ; joon. 14).  $t$ -testi tulemusest selgub, et valges valguses reageerib õhulõhede juhtivus  $K_L$  muutustele tundlikumalt kui sinises valguses: sirgete tõusud vastavalt 0.034 ja 0.018 ( $t = 2.624$ ;  $df = 118$ ;  $P < 0.01$ ). Vastava sirge tõus punasele valgusele eksponeeritud lehtedes ei erinenud oluliselt kummastkist eelnevast.



**Joonis 14.** Õhulõhede juhtivuse ( $g_s$ ) sõltuvus lehe hüdraulilisest juhtivusest ( $K_L$ ) valges (A) ja sinises (B) valguses.

## 4. Arutelu

Katse andmete analüüsimisel selgus, et arukase õhulõhede juhtivus sõltub nii valguse kvaliteedist kui ka lehe asendist võras. Kõige suuremat mõju aga avaldas lehe temperatuur – temperatuuri tõusuga  $g_s$  langes. See reaktsioon tuleneb tõenäoliselt sellest, et koos valguse intensiivsuse tõusuga suureneb ka lehtede temperatuur. Samuti tõuseb koos valguse intensiivsuse ja temperatuuri kasvuga atmosfääri evaporatiivne nõudlus ning kirjanduse põhjal on hästi teada, et mida suurem on  $VPD_L$ , reeglina seda väiksem on  $g_s$  (Thomas et al., 2000; Baroli et al., 2008). Nimelt taimed sulgevad õhulõhed, et vähendada veekadusid lehestikust kõrge atmosfäärinõudluse tingimustes. Samuti leiti, et valguslehtede  $g_s$  on oluliselt kõrgem kui varjulehtedel, ehkki mõõdetuna lõigatud võrsetel kunstlikes valgustingimustes, mis on kooskõlas varasemate töödega (Sellin et al., 2010; Aasamaa & Aphalo, 2016). See tuleneb sellest, et valguslehed on kohanenud suuremate valguse intensiivsustega, mistõttu peavad võimaldama efektiivsemat evaporatiivset jahutust. Samuti on valguslehtedel kõrgem fotosünteesivõime, mis eeldab head  $CO_2$  juurdevoolu atmosfäärist (väiksem difusioonitakistus). Lisaks õhupilu avatusele tingivad valguslehtede suuremat õhulõhede juhtivust ka lehe anatoomilis-morfoloogilised tunnused: arukase valguslehtedel on õhulõhede tihedus, õhulõheindeks ja õhulõhede mõõtmed suuremad võrreldes varjulehtedega (Eensalu et al., 2008).

Valguse spektraalsed omadused modifitseerisid oluliselt õhulõhede reaktsioone:  $g_s$  oli kõrgem valges valguses ( $0.127 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) ja madalam monokromaatilistes punases ja sinises valguses (vastavalt  $0.116$  ja  $0.111 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Valguse spekter varjulehtedel  $g_s$  olulisi erinevusi ei indutseerinud, kuid valguslehtedel küll. Käesoleva magistritöö tulemused on vastuolus varasemate töödega, milles valguse spektri mõju õhulõhede reaktsioonidele on uuritud. Enamus töid näitavad, et sinises valguses on õhulõhede juhtivus oluliselt kõrgem kui valges või punases valguses (Willmer & Fricker, 1996; Wang et al., 2015), kuid siin võib määravaks teguriks olla valguse intensiivsus. Varasemad eksperimendid on enamasti läbi viidud valguses, mille PAR jääb alla  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Kuid Palozzi jt (2013) näitasid oma katsega, et suure valguse intensiivsuse korral ( $300\text{--}1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) võib sinises valguses  $g_s$  lausa kolmandiku võrra madalam olla kui valges valguses. Seda nähtust põhjendatakse sellega, et tugev sinine valgus vähendab fotosünteesi taset tänu sinise spektririba suurele neeldumisele karotenoidides, mis võib vähendada energia ülekande efektiivsust klorofüllidele. Ja kuna õhulõhede juhtivus ja fotosüntees on tugevas positiivses korrelatsioonis (Lee et al., 2007; Sellin et al., 2013), mida ka antud eksperimendi andmed näitavad, siis on sinises

valguses õhulõhed vähem avatud tänu madalamale fotosünteesi intensiivsusele. See, et monokromaatilise punase valguse all on õhulõhede juhtivus väiksem kui valges, on seletatav punase valguse sündroomiga (Trouwborst et al., 2016) – võrreldes punasega katab valge valgus laia spektririba, mis sisaldab endas nii sinist kui ka punast spektrit. On teada, et sinisel ja punasel valgusel koos on sünergiline positiivne efekt õhulõhede avanemisele (Shimazaki et al., 2007; Savvides et al., 2012).

Fotosünteesi veekasutuse efektiivsus on arukase varjulehtedes oluliselt kõrgem kui valguslehtedes, mis tuleneb sellest, et varjulehed on kohanenud suurema hüdraulilise takistusega teekonnal mullast leheni. See tulemus on kooskõlas Sellin jt (2010) katsetulemustega, mis kinnitavad lõivsuhte esinemist veetranspordi ja veekasutuse efektiivsuste vahel puuvõra piires. IWUE oli suurim valges valguses, mõnevõrra madalam punases ja kõige väiksem sinises valguses. Sama trend kehtis nii valgus- kui ka varjulehtede puhul eraldi. Need tulemused on kooskõlas kahe varasema tööga, milles uuriti PWUE sõltuvust valguse kvaliteedist (Lee et al., 2007; Riikonen et al., 2016). Kuna IWUE arvutatakse netofotosünteesi ja õhulõhede juhtivuse suhtena, siis spektri mõju erinevusi IWUE-le saab seletada  $A_N$  ja  $g_s$  erineva spektraalse tundlikkusega. Ka  $A_N$  oli antud katses suurim valges, väiksem punases ja väikseim sinises valguses (andmeid pole näidatud). Asjaolu, et valges valguses on fotosünteesi intensiivsus kõrgem kui monokromaatilise punase või sinise käes, on seletatav sellega, et monokromaatiline valgus võib piirata fotosünteesi, kuna footonite jaotus fotosüsteem I (PSI) ja fotosüsteem II (PSII) vahel on tasakaalust väljas (Tennessen et al., 1994). Punane valgus on fotosünteesi jaoks 25-30% efektiivsem kui sinine valgus (Hernández & Kubota, 2016).

Lehe ja oksa hüdrauliline juhtivus mõlemad sõltusid valguse kvaliteedist.  $K_B$  oli suurim sinises, väiksem valges ja väikseim punases valguses, vastavalt 29.6, 26.9 ja 25.3  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ .  $K_L$  oli samuti suurim sinises, väiksem punases ja väikseim hoopis valges valguses, vastavalt 3.94, 3.25 ja 3.17  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ . Sinise valguse stimuleerivat mõju hüdraulilisele juhtivusele on näidatud ka varasemates töödes nii lehe (Sellin et al., 2011; van Ieperen et al., 2012; Aasamaa et al., 2014) kui ka terve võrse (Aasamaa & Söber, 2012) näiteil. Kui sinine spektririba valgusest eemaldada, siis hüdrauliline juhtivus langeb (Baaziz et al., 2012). Hüdraulilise juhtivuse suurenemist sinises valguses seotakse valguse neeldumisega sinise valguse fotoretseptorites (Sellin et al., 2011; Aasamaa & Söber, 2012), mis tõenäoliselt käivitavad akvaporinide aktivatsiooni, mille täpne mehhanism on senini teadmata. Kuna võra ülaosas on rohkem sinist valgust (tabel 1), siis see on signaaliks akvaporinide



ülesreguleerimiseks, et säilitada funktsionaalne tasakaal gaasilise ja vedela faasi juhtivuste vahel ja nii kompenseerida veekadu suurenenud transpiratsiooni tõttu. Spektri mõju oksa hüdraulilisele juhtivusele on tõenäoliselt seletatav asjaoluga, et veetransporditee erinevate osade regulatsioon on omavahel koordineeritud ja suureneva lehe hüdraulilise juhtivusega suureneb ka  $K_B$ , et tagada lehtedele piisav veevarustus kõrge atmosfäärinõudluse tingimustes.

Arukase oksa ja lehe hüdrauliline juhtivus võra asendite vahel erines oluliselt vaid valges valguses, mis on kõigist tööstlusest kõige lähedasem looduslikele tingimustele. Valgusvõrsete ja -lehtede hüdrauliline juhtivus on reeglina suurem võrreldes varjuvõrsete ja -lehtedega, mida kinnitavad mitmed varasemad tööd (Sellin & Kupper, 2005; Öunapuu & Sellin, 2013; Aasamaa et al., 2014). Kuna võra alumistes kihtides kaotavad lehed vähem vett (madalam PAR, nõrgem tuul, väiksem VPD, suurem võrastiku aerodünaamiline takistus) ja neid ei ole vaja nii palju jahutada (madalam lehe temperatuur), siis nende veevajadus on väiksem ja seetõttu ei ole võra alumistes osades juhtkoed nii tugevasti arenenud ning takistus vee liikumisele on suurem (Jasińska et al., 2015). Teisisõnu, madalam valguskiirguse tase võra sees on viinud olukorrani, kus ksüleemielementide diameeter ja tihedus on muutunud tänu võrsete ja lehtede kohanemisele teistsuguse keskkonnaga võrreldes otsesele päikesekiirgusele eksponeeritud võra ülemiste osadega (Sellin et al., 2008). Lisaks akvaporinide aktivatsioonile toetab valguslehtede suuremat hüdraulilist juhtivust ka nende anatoomiline ehitus: suurem leheroodude tihedus, suurem juhtkimpude ja trahheede diameeter (Sack & Frole, 2006; Sack & Scoffoni, 2013).

Vaatamata suurele hulgale erinevatele tööstlustele leiti käesolevas töös vedela ja gaasilise faasi juhtivuste vahel tugev positiivne korrelatsioon. See on ootuspärane tulemus, kuna taime hüdrauliline juhtivus ehk veevarustusvõime reguleerib õhulõhede avatust, määrab õhulõhede maksimaalse juhtivuse (Clearwater et al., 2004; Brodribb & Jordan, 2008; Sellin et al., 2008). Kui vee kättesaadavus mullast on limiteeritud ja taime hüdrauliline juhtivus madal, on ka õhulõhed rohkem suletud, et piirata transpiratsiooni vältimaks kudede dehüdratatsiooni.

Eksperimendist selgus, et õhulõhede juhtivus on spektri suhtes tundlikkum valguslehtedel, hüdraulika aga varjulehtedel (tabel 3). Võra sees valguse spektraalne koostis muutub võrreldes taimkattele langevaga, muutused puudutavad eelkõige sinist ja punast spektriosa (tänu neeldumisele klorofüllides; Paradiso et al., 2011). Võrastiku alumises osas oli sinise-punase valguse suhe väiksem kui ülemises osas, s.t. B/R suhe on nihkunud pikalainelise spektriosa kasuks (tabel 1). See asjaolu seletab varjulehtede hüdraulilise

juhtivuse suuremat tundlikkust sinise valguse suhtes. Samas võib sellist reaktsiooni käsitleda kui kohanemist ajas kiiresti muutuva päikeselaikude mustriga võrastiku alumises kihtides. Kui leht satub päikeselaiku, langeb talle kõrge kiirguskoormus (ja kõrge B/R suhe) ja tekib vajadus lehe hüdraulilise juhtivuse ülesreguleerimiseks. Valguslehtede õhulõhede juhtivuse suuremat tundlikkust spektri suhtes saab seletada monokromaatiliste valguste pärssiva toimega fotosünteesile (mis valguslehtedes on oluliselt kõrgem), mille tõttu õhulõhed on rohkem suletud ja  $g_s$  väiksem. Nähtuse ökofüsioloogiline tähendus on ilmselt seotud suurte veevoogude operatiivse reguleerimisega, tagades samas valguslehtede maksimaalse fotosünteesi.

Tulemuste interpreteerimisel ja võrdlemisel teistes teadustöodes avaldatud andmetega tuleb kindlasti arvestada, et antud katses mõõdeti füsioloogilisi parameetreid lõigatud võrsetel, mille tõttu on hüdrauliline takistus kunstlikult vähendatud (puudub juurestiku, tüve ja enamus oksa takistusest) võrreldes intaktsete võrsetega.

## Kokkuvõte

Käesoleva magistritöö peamiseks eesmärgiks oli välja selgitada kuidas valguse spektraalsed omadused mõjutavad arukase (*Betula pendula* Roth) lehtede ja võrsete talitlust. Keskenduti neljale füsioloogilisele parameetrile: õhulõhede juhtivus ( $g_s$ ), sisemine veekasutuse efektiivsus (IWUE), oksa (võrse telje;  $K_B$ ) ja lehe hüdrauliline juhtivus ( $K_L$ ). Kasutati kolme erinevat valguse töötlust: laia spektriribaga valge valgus ning monokromaatilised punane ja sinine valgus. Lisaks sellele sooviti kontrollida, kas võrse asend võras mõjutab uuritavaid tunnuseid ning kas võrse asendist sõltub nende tundlikkus valguse kvaliteedi suhtes. Võra asendi mõju uurimiseks lõigati võrsed võra ülemisest kolmandikust (valgusvõrsed) ja alumisest kolmandikust (varjuvõrsed).

Katse viidi läbi 2013. aasta suvel Meeksi vallas Järveljal. Selleks lõigati kolmelt looduslikus segapuistus kasvavalt arukaselt võrsed ning transporditi laborisse, kus viidi läbi valguse manipulatsioonikatse. Mõõtmistulemuste analüüsist selgus, et valguse spektril on oluline mõju arukase gaasivahetuse ja hüdraulika parameetritele. Tugevam mõju oli õhulõhede juhtivusele ning sisemisele veekasutuse efektiivsusele. Õhulõhede juhtivus oli suurim valges valguses, väiksem punases ja väikseim sinises valguses. Antud tulemus oli vastuolus paljude senini tehtud katsetega, mis näitavad, et sinises valguses on  $g_s$  suurem kui punases valguses. Vastuolu saab seletada sellega, et enamus varasemaid katseid on läbi viidud nõrkadel valguse intensiivustel ( $PAR < 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), käesolevas töös aga on kasutatud tugevat valgust ( $200\text{-}1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).  $K_L$  ja  $K_B$  olid suurimad sinises valguses ja tõenäoliselt on see seotud valguse neeldumisega sinise valguse fotoretseptorites, mille kaudu toimub akvaporinide aktivatsioon. Tuvastati tugev positiivne seos oksa gaasilise ning vedela faasi juhtivuste vahel.

Võra asend mõjutas oluliselt kõiki uuritavaid tunnuseid peale oksa hüdraulilise juhtivuse.  $K_L$  ja  $g_s$  olid varjulehtedel madalamate väärtustega kui valguslehtedel, IWUE osas oli olukord vastupidine. Valgus- ja varjulehtede erinevused kinnitavad seda, et lehed on kasvu jooksul kohanenud erinevatele valgustingimustele ja kuna varjulehtedel on väiksem veevajadus evaporatiivseks jahutamiseks, on ka nende veekasutus väiksem, mille tõttu on ksüleemielemendid väiksema diameetriga ning takistus vee liikumisele suurem. Tänu valguse selektiivsele neeldumisele lehepigmentides muutub valguse spekter võras võrreldes sellega, mis langeb taimkattele. Võrastiku alumises osas on sinise-punase suhe väiksem kui ülaosas, mille tõttu on hüdraulilise juhtivuse tundlikkus sinise valguse suhtes võra varjuosas suurem.

Õhulõhede juhtivuse tundlikkus spektri suhtes oli suurem valguslehtedel, mida saab seletada vähenenud fotosünteesiga, mille tõttu monokromaatilises valguses on õhulõhed rohkem suletud.

Õhulõhede juhtivuse sõltuvust valguse kvaliteedist on uuritud paljudes töödes, oluliselt vähem aga fotosünteesi veekasutuse efektiivse ja hüdraulilise juhtivuse sõltuvust. Kuna erinevad spektriribad mängivad olulist rolli taimede talitluse regulatsioonis, on asjakohane selleteemalisi töid jätkata, kaasates fülogeneetiliselt ja eluvormiliselt kuuluvuselt erinevaid liike.

## Summary

### **Impact of light spectrum on leaf gas exchange and hydraulic conductance in silver birch (*Betula pendula* Roth).**

The aim of the present Master's thesis was to elucidate the impact of light quality on leaf and shoot functioning in silver birch. Four physiological characteristics were examined: stomatal conductance ( $g_s$ ), intrinsic water-use efficiency (IWUE), leaf ( $K_L$ ) and branch (leafless stem) hydraulic conductance ( $K_B$ ). The shoots were exposed to white light, which has a broad spectral band, and to monochromatic blue and red lights. The second aim was to test possible effects of canopy position on the examined functional characteristics and how their sensitivity to light quality depends on shoot location. To examine the effects of canopy position, birch shoots were sampled from the upper (sun shoots) and lower thirds of the crowns (shade shoots).

The studies were performed in naturally regenerated mixed stand located near Järvselja in June and July of 2013. Shoots cut under water were transported to laboratory, where they were exposed to artificial light sources varying both light intensity and spectral properties. Light spectrum had statistically significant influence on all examined characteristics with strongest effect on IWUE and  $g_s$ . The highest values of  $g_s$  were recorded under white light, intermediate under red and the lowest values under blue light. This result contradicts to earlier papers where highest values of  $g_s$  have been observed in blue light. This discrepancy can be explained by the fact that most of the earlier experiments have been conducted under low light intensities ( $\text{PAR} < 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), while the present study was performed under high irradiance ( $200\text{-}1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) and blue light started to inhibit photosynthesis.  $K_L$  and  $K_B$  were highest under blue light, probably associated with light absorption in blue light photoreceptors mediating activation of aquaporins. Branch liquid and gaseous phase conductances were strongly co-ordinated.

Canopy position had a significant effect on all studied characteristics, except for  $K_B$ .  $K_L$  and  $g_s$  of shade leaves were smaller compared to sun leaves, while IWUE, on the contrary, was smaller in sun foliage. The differences observed between sun and shade shoots show that leaves are acclimated to different light environments. Due to differential absorption of light in leaf pigments the light spectral composition above the canopy differs from that within the canopy. Measurements reveal that blue light has been depleted more than red light in the lower part of the silver birch crown, which helps to explain higher sensitivity of hydraulic

properties to blue spectral band in shade shoots. Sensitivity of stomatal conductance to monochromatic blue and red light was higher in sun shoots, due to reduction in photosynthesis.

In future additional research with other species is needed to improve the understanding of impact of light quality on IWUE and hydraulic conductance, because our knowledge is still very scanty in this field. As light spectral composition plays an important role in regulation of plant functioning, it is important to advance this field even more involving species representing to diverse phylogenetic groups and life forms.

## **Tänuavaldused**

Avaldan tänu oma juhendajale dotsent Arne Sellinile igakülgse abi ja õpetussõnade eest. Samuti tänan eksperimendis osalenuid – Ott Kangurit, Aigar Niglast ja välisdoktorant Maciej Sękiewiczit Poola TA Dendroloogia Instituudist.

## Kasutatud kirjandus

- Aasamaa, K. and Söber, A. 2012. Light sensitivity of shoot hydraulic conductance in five temperate deciduous tree species. – *Functional Plant Biology* 39: 661-669.
- Aasamaa, K. and Aphalo, P.J. 2016. Effect of vegetational shade and its components on stomatal responses to red, blue and green light in two deciduous tree species with different shade tolerance. – *Environmental and Experimental Botany* 121: 94-101.
- Aasamaa, K., Kõivik, K., Kupper, P., Söber, A. 2014. Growth environment determines light sensitivity of shoot hydraulic conductance. – *Ecological Research* 29: 143-151.
- Abidi, F., Girault, T., Duoillet, O., Guillemain, G., Sintès, G., Laffaire, M., Ahmed, H.B., Smiti, S., Huché-Thélier, L., Leduc, N. 2013. Blue light effects on rose photosynthesis and photomorphogenesis. – *Plant Biology* 15: 67-74.
- Al-Hamdani, S.H., Nichols, P.B. and Cline, G.R. 2002. Seasonal changes in the spectral properties of mountain Laurel (*Kalmia latifolia* L., *Ericaceae*) in North East Alabama. – *Castanea* 67: 25-32.
- Baaziz, K.B., Lopez, D., Rabot, A., Combes, D., Gousset, A., Bouzid, S., Cochard, H., Sakr, S., Venise, J.-S. 2012. Light-mediated  $K_{\text{leaf}}$  induction and contribution of both the PIP1s and PIP2s aquaporins in five tree species: walnut (*Juglans regia*) case study. – *Tree Physiology* 32: 423-434.
- Barillot, R., Frak, E., Combes, D., Durand, J.-L., Escobar-Gutiérrez, A.J. 2010. What determines the complex kinetics of stomatal conductance under blueless PAR in *Festuca arundinacea*? Subsequent effects on leaf transpiration. – *Journal of Experimental Botany* 61: 2795-2806.
- Baroli, R., Price, G.D., Badger, M.R., von Caemmerer, S. 2008. The contribution of photosynthesis to the red light response of stomatal conductance. – *Plant Physiology* 146: 737-747.
- Boccalandro, H.E., Giordano, C.V., Ploschuk, E.L., Piccoli, P.N., Bottini, R. and Casal, J.J. 2012. Phototropins but not cryptochromes mediate the blue light-specific promotion of stomatal conductance, while both enhance photosynthesis and transpiration under full sunlight. – *Plant Physiology* 158: 1475-1484.



- Broddribb, T.J. and Holbrook, N.M. 2003. Changes in leaf hydraulic conductance during leaf shedding in seasonally dry tropical forest. – *New Phytologist* 158: 295-303.
- Broddribb, T.J. and Jordan, G.J. 2008. Internal coordination between hydraulics and stomatal control in leaves. – *Plant, Cell and Environment* 31: 1557-1564.
- Buck, A.L. 1981. New equations for computing vapor pressure and enhancement factor. – *Journal of Applied Meteorology* 20: 1527-1532.
- Casierra-Posada, F., Matallana-Díaz, Y.A. and Zapata-Casierra, E. 2014. Growth of bell pepper plants (*Capsicum annuum*) affected by coloured covers. – *Gesunde Pflanzen* 66: 149-155.
- Chapin, F.S., Matsuda, P.A. and Mooney, H.A. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, New York.
- Chelle, M., Evers, J.B., Combes, D., Varlet-Grancher, C., Vos, J. and Andrieu, B. 2007. Simulation of the three-dimensional distribution of the red:far-red ratio within crop canopies. – *New Phytologist* 176: 223-234.
- Chen, X.-L., Xue, X.-Z., Guo, W.-Z., Wang, L.-C., Qiao, X.-J. 2016. Growth and nutritional properties of lettuce affected by mixed irradiation of white and supplemental light provided by light-emitting diode. – *Scientia Horticulturae* 200: 111-118.
- Clearwater, M.J., Lowe, R.G., Hofstee, B.J., Barclay, C., Mandemaker, A.J., Blattman, P. 2004. Hydraulic conductance and rootstock effects in grafted vines of kiwifruit. – *Journal of Experimental Botany* 55: 1371-1382.
- Combes, D., Sinoquet, H. and Varlet-Grancher, C. 2000. Preliminary measurement and simulation of the spatial distribution of the morphogenetically active radiation (MAR) within an isolated tree canopy. – *Annals of Forest Science* 57: 497-511.
- Coombe, D.E. 1957. The spectral composition of shade light in woodlands. – *Journal of Ecology* 45: 823-830.
- de Castro, F. 2000. Light spectral composition in a tropical forest: measurements and model. – *Tree Physiology* 20: 49-56.

- Dow, G.J., Bergmann, D.C. and Berry, J.A. 2014. An integrated model of stomata development and leaf physiology. – *New Phytologist* 201: 1218-1226.
- Eensalu, E., Kupper, P., Sellin, A., Rahi, M., Söber, A., Kull, O. 2008. Do stomata operate at the same relative opening range along a canopy profile of *Betula pendula*? – *Functional Plant Biology* 35: 103-110.
- Eisinger, W.R., Bogomolni, R.A. and Taiz, L. 2003. Interactions between a blue-green reversible photoreceptor and a separate UV-B receptor in stomatal guard cells. – *American Journal of Botany* 90: 1560-1566.
- Endler, J.A. 1993. The color of light in forests and its implications. – *Ecological Monographs* 63: 1-27.
- Federer, C.A. and Tanner, C.B. 1966. Spectral distribution of light in the forest. – *Ecology* 47: 555-560.
- Feng, X. 1999. Trends in intrinsic water-use efficiency of natural trees for the past 100-200 years: A response to atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. – *Geochimica et Cosmochimica Acta* 63: 1891-1903.
- Folta, K.M. and Maruhnich, S.A. 2007. Green light: a signal to slow down or stop. – *Journal of Experimental Botany* 58: 3099-3111.
- Frechilla, S., Zhu, J., Talbott, L.D., Zeiger, E. 1999. Stomata from *npq1*, a zeaxanthin-less *Arabidopsis* mutant, lack a specific response to blue light. – *Plant and Cell Physiology* 40: 949-954.
- Frechilla, S., Talbott, L.D., Bogomolni, R.A., Zeiger, E. 2000. Reversal of blue light-stimulated stomatal opening by green light. – *Plant and Cell Physiology* 41: 171-176.
- Grant, R.G. 1997. Partitioning of biologically active radiation in plant canopies. – *International Journal of Biometeorology* 40: 26-40.
- Guo, S., Yi, Z., Na, S., Qi-rong, S. 2006. Some physiological processes related to water use efficiency of higher plants. – *Agricultural Sciences in China* 5: 403-411.

- Gyenge, J.E., Fernández, M.E. and Schlichter, T.M. 2008. Are differences in productivity between native and exotic trees in N.W. Patagonia related to differences in hydraulic conductance? – *Trees* 22: 483-490.
- Hernández, R. and Kubota, C. 2014. Growth and morphological response of cucumber seedlings to supplemental red and blue photon flux ratios under varied solar daily light integrals. – *Scientia Horticulturae* 173: 92-99.
- Hernández, R. and Kubota, C. 2016. Physiological responses of cucumber seedlings under different blue and red photon flux ratios using LEDs. – *Environmental and Experimental Botany* 121: 66-74.
- Hertel, C., Leuchner, M. and Menzel, A. 2011. Vertical variability of spectral ratios in a mixture mixed forest stand. – *Agricultural and Forest Meteorology* 151: 1096-1105.
- Hertel, C., Leuchner, M., Rötzer, T., Menzel, A. 2012. Assessing stand structure of beech and spruce from measured spectral radiation properties and modeled leaf biomass parameters. – *Agricultural and Forest Meteorology* 165: 82-91.
- Hogewoning, S.W., Trouwborst, G., Maljaars, H., Poorter, H., van Ieperen, W. and Harbinson, J. 2010. Blue light dose-responses of leaf photosynthesis, morphology, and chemical composition of *Cucumis sativus* grown under different combinations of red and blue light. – *Journal of Experimental Botany* 61: 3107-3117.
- Hubbard, R.M., Bond, B.J., Senock, R.S., Ryan, M.G. 2002. Effects of branch height on leaf gas exchange, branch hydraulic conductance and branch sap flux in open-grown ponderosa pine. – *Tree Physiology* 22: 575-581.
- Iino, M., Ogawa, T. and Zeiger, E. 1985. Kinetic properties of the blue-light response of stomata. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 82: 8019-8023.
- Jasińska, A.K., Alber, M., Tullus, A., Rahi, M., Sellin, A. 2015. Impact of elevated atmospheric humidity on anatomical and hydraulic traits of xylem in hybrid aspen. – *Functional Plant Biology* 42: 565-578.
- Johnson, D.M., Woodruff, D.R., McCulloh, K.A., Meinzer, F.C. 2009. Leaf hydraulic conductance, measured in situ, declines and recovers daily: leaf hydraulics, water potential

and stomatal conductance in four temperate and three tropical tree species. – *Tree Physiology* 29: 879-887.

Kasperbauer, M.J. 1971. Spectral Distribution of Light in a Tobacco Canopy and Effects of End-of-Day Light Quality on Growth and Development. – *Plant Physiology* 47: 775-778.

Kim, H., Goins, G.D., Wheeler, R.M., Sager, J.C. 2004. Stomatal conductance of lettuce grown under or exposed to different light qualities. – *Annals of Botany* 94: 691-697.

Kinoshita, T., Toi, M., Suetsugu, N., Kagawa, T., Wada, M., Shimazaki, K.-I. 2001. Phot1 ja phot2 mediate blue light regulation of stomatal opening. – *Nature* 414: 656-660.

Lambers, H., Chapin, F.S. III. and Pons, T.L. 2006. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York, p. 26.

Lee, S.-H., Tewari, R.K., Hahn, E.-J., Paek, K.-Y. 2007. Photon flux density and light quality induce changes in growth, stomatal development, photosynthesis and transpiration of *Withania Somnifera* (L.) Dunal. plantlets. – *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 90: 141-151.

Leuchner, M., Menzel, A. and Werner, H. 2007. Quantifying the relationship between light quality and light availability at different phenological stages within a mature mixed forest. – *Agricultural and Forest Meteorology* 142: 35-44.

Mao, J., Zhang, Y.-C., Sang, Y., Li, Q.-H., Yang, H.-Q. 2005. A role for *Arabidopsis* cryptochromes and COP1 in the regulation of stomatal opening. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 12270-12275.

Medrano, H., Tomás, M., Martorell, S., Flexas, J., Hernández, E., Rosselló, J., Escalona, J.-M., Bota, J. 2015. From leaf to whole-plant water use efficiency (WUE) in complex canopies: Limitations of leaf WUE as a selection target. – *The Crop Journal* 3: 220-228.

Messinger, S.M., Buckley, T.N. and Mott, K.A. 2006. Evidence for involvement of photosynthetic processes in the stomatal response to CO<sub>2</sub>. – *Plant Physiology* 140: 771-778.

Muneer, S., Kim, E.J., Park, J.S., Lee, J.H. 2014. Influence of Green, Red, Blue Light Emitting Diodes on Multiprotein Complex Proteins and Photosynthetic Activity under Different Light Intensities in Lettuce leaves (*Lactuca sativa* L.). – *International Journal of Molecular Sciences* 15: 4657-4670.

- Nardini, A., Salleo, S. and Sergio, A. 2005. Circadian regulation of leaf hydraulic conductance in sunflower (*Helianthus annuus* L. cv Magot). – *Plant, Cell and Environment* 28: 750-759.
- Navratil, M., Špunda, V. and Markova, I. 2007. Spectral composition of photosynthetically active radiation penetrating into a Norway spruce canopy: the opposite dynamics of the blue/red spectral ratio during clear and overcast days. – *Trees* 21: 311-320.
- O'Carrigan, A., Babla, M., Wang, F., Liu, X., Mak, M., Thomas, R., Belloti, B., Chen, Z.-H. 2014. Analysis of gas exchange, stomatal behaviour and micronutrients uncovers dynamic response and adaptation of tomato plants to monochromatic light treatments. – *Plant Physiology and Biochemistry* 82: 105-115.
- Ollinger, S.V. 2011. Sources of variability in canopy reflectance and the convergent properties of plants. – *New Phytologist* 189: 375-394.
- Ovhed, M. and Holmgren, B. 1995. Spectral quality and absorption of solar radiation in a mountain birch forest, Abisko, Sweden. – *Arctic and Alpine Research* 27: 380-388.
- Palozzi, E., Tsonev, T., Marino, G., Copolovici, L., Niinemets, Ü., Loreto, F., Centritto, M. 2013. Isoprenoid emissions, photosynthesis and mesophyll diffusion conductance in response to blue light. – *Environmental and Experimental Botany* 95: 50-58.
- Paradiso, R., Meinen, E., Snel, J.F.H., Visser, P.D., van Ieperen, W., Hogewoning, S.W., Marcelis, L.F.M. 2011. Spectral dependence of photosynthesis and light absorptance in single leaves and canopy in rose. – *Scientia Horticulturae* 127: 548-554.
- Prado, K. and Maurel, C. 2013. Regulation of leaf hydraulics: from molecular to whole plant levels. – *Frontiers in Plant Science* 4: 255 p. 1-14.
- Quiñones, M.A., Lu, Z. and Zeiger, E., 1998. Genetic variation of stomatal conductance, blue light sensitivity and zeaxanthin content in guard cell of Pima cotton (*Gossypium barbadense*). – *Physiologia Plantarum* 103: 560-566.
- Reinhardt, K., Smith, W.K. and Carter, G.A. 2010. Clouds and cloud immersion alter photosynthetic light quality in a temperate mountain cloud forest. – *Botany* 88: 462-470.

- Riikonen, J., Kettunen, N., Gritsevich, M., Hakala, T., Särkkä, L., Tahvonen, R. 2016. Growth and development of Norway spruce and Scots pine seedlings under different light spectra. – *Environmental and Experimental Botany* 121: 112-120.
- Sack, L. and Frole, K. 2006. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. – *Ecology* 87: 483-491.
- Sack, L. and Holbrook, M. 2006. Leaf hydraulics. – *Annual Review of Plant Biology* 57: 361-381.
- Sack, L. and Scoffoni, C. 2013. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. – *New Phytologist* 198: 983-1000.
- Savvides, A., Fanourakis, D. and van Ieperen, W. 2012. Co-ordination of hydraulic and stomatal conductances across light qualities in cucumber leaves. – *Journal of Experimental Botany* 63: 1135-1143.
- Sellaro, R., Crepy, M., Trupkin, S.A., Karayekov, E., Buchovsky, A.S., Rossi, C., Casal, J.J. 2010. Cryptochrome as a sensor of the blue/green ratio of natural radiation in *Arabidopsis*. – *Plant Physiology* 154: 401-409.
- Sellin, A. and Kupper, P. 2005. Effects of light availability versus hydraulic constraints on stomatal responses within a crown of silver birch. – *Oecologia* 142: 388-397.
- Sellin, A. and Lubenets, K. 2010. Variation of transpiration within a canopy of silver birch: effect of canopy position and daily versus nightly water loss. – *Ecohydrology* 3: 467-477.
- Sellin, A., Rohejärvi, A. and Rahi, M. 2008. Distribution of vessel size, vessel density and xylem conducting efficiency within a crown of silver birch (*Betula pendula*). – *Trees* 22: 205-216.
- Sellin, A., Eensalu, E. and Niglas, A. 2010. Is distribution of hydraulic constraints within tree crowns reflected in photosynthetic water-use efficiency? An example of *Betula pendula*. – *Ecological Research* 25: 173-183.
- Sellin, A., Sack, L., Õunapuu, E., Karusion, A. 2011. Impact of light quality on leaf and shoot hydraulic properties: a case study in silver birch (*Betula pendula*). – *Plant, Cell and Environment* 34: 1079-1087.

- Sellin, A., Niglas, A., Õunapuu, E., Karusion, A. 2013. Impact of phloem girdling on leaf gas exchange and hydraulic conductance in hybrid aspen. – *Biologia Plantarum* 57: 531-539.
- Sharkey, T.D. and Raschke, K., 1981. Effect of light quality on stomatal opening in leaves of *Xanthium strumarium* L. – *Plant Physiology* 68: 1170-1174.
- Shimazaki, K.-I., Doi, M., Assmann, S.M., Kinoshita, T. 2007. Light regulation of stomatal movement. – *Annual Review of Plant Biology* 58: 219-247.
- Skálová, H., Krahulec, F., During, H.J., Hadincová, V., Pecháčková, S. and Herben, T. 1999. Grassland canopy composition and spatial heterogeneity in the light quality. – *Plant Ecology* 143: 129-139.
- Solangaarachchi, S.M. and Harper, J.L. 1987. The effect of canopy filtered light on the growth of white clover *Trifolium repens*. – *Oecologia* 72: 372-376.
- Su, N., Wu, Q., Shen, Z., Xia, K., Cui, J. 2014. Effect of light quality on the chloroplastic ultrastructure and photosynthetic characteristics of cucumber seedlings. – *Plant Growth Regulation* 73: 227-235.
- Zeiger, E. and Zhu, J. 1998. Role of zeaxanthin in blue light photoreception and the modulation of light-CO<sub>2</sub> interactions in guard cells. – *Journal of Experimental Botany* 49: 433-442.
- Zeiger, E., Talbott, L.D., Frechilla, S., Srivastava, A., Zhu, J. 2002. The guard cell chloroplast: a perspective for the twenty-first century. – *New Phytologist* 153: 415-424.
- Taiz, L. and Zeiger, E. 2002. *Plant Physiology*. Third Edition. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, p. 113, 652.
- Talbott, L.D., Nikolova, G., Ortiz, A., Shmayevich, I., Zeiger, E. 2002. Green light reversal of blue-light-stimulated stomatal opening is found in a diversity of plant species. – *American Journal of Botany* 89: 366-368.
- Talbott, L.D., Hammad, J.W., Harn, L.C., Nguyen, V.H., Patel, J., Zeiger, E. 2006. Reversal by green light of blue light-stimulated stomatal opening in intact, attached leaves of *Arabidopsis* operates only in the potassium-dependent, morning phase of movement. – *Plant Cell Physiology* 47: 332-339.

- Tennessen, D.J., Singaas, E.L. and Sharkey, T.D. 1994. Light-emitting diodes as a light source for photosynthesis research. – *Photosynthesis Research* 39: 85-92.
- Thomas, D.S., Eamus, D. and Shanahan, S. 2000. Influence of season, drought and xylem ABA on stomatal responses to leaf-to-air vapour pressure difference of trees of the Australian wet-dry tropics. – *Australian Journal of Botany* 48: 143-151.
- Trouwborst, G., Hogewoning, S.W., van Kooten, O., Harbinson, J., van Ieperen, W. 2016. Plasticity of photosynthesis after the 'red light syndrome' in cucumber. – *Environmental and Experimental Botany* 121: 75-82.
- van Ieperen, W., Savvides, A. and Fanourakis, D., 2012. Red and blue light effects during growth on hydraulic and stomatal conductance in leaves of young cucumber plants. – *Acta Horticulturae* 956: 223-230.
- Voicu, M.C., Zwiazek, J.J. and Tyree, M.T. 2008. Light response of hydraulic conductance in bur oak (*Quercus macrocarpa*) leaves. – *Tree Physiology* 28: 1007-1015.
- Wang, F.-F., Lian, H.-L., Kang, C.-Y., Yang, H.-Q. 2010. Phytochrome B is involved in mediating red light-induced stomatal opening in *Arabidopsis thaliana*. – *Molecular Plant* 3: 246-259.
- Wang, Y. and Folta, K.M. 2013. Contributions of green light to plant growth and development. – *American Journal of Botany* 100: 1-9.
- Wang, Y., Maruhnich, S.A., Mageroy, M.H., Justice, J.R., Folta, K.M. 2013. Phototropin 1 and cryptochrome action in response to green light in combination with other wavelengths. – *Planta* 237: 225-237.
- Wang, X.Y., Xu, X.M. and Cui, J. 2015. The importance of blue light for leaf area expansion, development of photosynthetic apparatus, and chloroplast ultrastructure of *Cucumis sativus* grown under weak light. – *Photosynthetica* 53: 213-222.
- Willmer, C. and Fricker, M. 1996. Stomata. Second Edition. Chapman & Hall, London, p. 123, 131-141.
- Õunapuu, E. and Sellin, A. 2013. Daily dynamics of leaf and soil-to-branch hydraulic conductance in silver birch (*Betula pendula*) measured in situ. – *Plant Physiology and Biochemistry* 68: 104-110.



## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina *Kaisa Papp* (sünnikuupäev: 22.10.1991)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

*Valguse spektri mõju arukase (Betula pendula Roth) lehtede gaasivahetusele ja hüdraulilisele juhtivusele,*

mille juhendaja on *Arne Sellin*,

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **19.05.2016**